FACULTÉ MIXTE
DE
MÉDECINE GÉNÉRALE ET COLONIALE ET DE PHARMACIE
DE MARSEILLE *N° 1*

RECHERCHES ONTOGÉNIQUES SUR L'APPAREIL VASCULAIRE DES FEUILLES DE DICOTYLEDONES

THÈSE

PRÉSENTÉE ET PUBLIQUEMENT SOUTENUE
DEVANT LA
FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE GÉNÉRALE ET COLONIALE
ET DE PHARMACIE DE MARSEILLE

Le 10 Juillet 1945

PAR

PELLISSIER Fernand
DOCTEUR ES SCIENCES
né à Allos (Basses-Alpes), le 8 décembre 1908

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN PHARMACIE
(DIPLOME D'ÉTAT)

Examinateurs de la Thèse { MM. GABRIEL, *Président*, MERCIER, ROCHE, BALANSARD, } *Assesseurs*

MAURICE DECLUME
IMPRIMEUR
LONS-LE-SAUNIER
1945

FACULTÉ MIXTE
DE
MÉDECINE GÉNÉRALE ET COLONIALE ET DE PHARMACIE
DE MARSEILLE *N° 1*

RECHERCHES ONTOGÉNIQUES SUR L'APPAREIL VASCULAIRE DES FEUILLES DE DICOTYLEDONES

THÈSE

PRÉSENTÉE ET PUBLIQUEMENT SOUTENUE
DEVANT LA
FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE GÉNÉRALE ET COLONIALE
ET DE PHARMACIE DE MARSEILLE

Le 10 Juillet 1945

PAR

PELLISSIER Fernand
DOCTEUR ES SCIENCES
né à Allos (Basses-Alpes), le 8 décembre 1908

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN PHARMACIE
(DIPLOME D'ÉTAT)

Examinateurs de la Thèse : MM. GABRIEL, *Président*, MERCIER, ROCHE, BALANSARD, *Assesseurs*.

MAURICE DECLUME
IMPRIMEUR
LONS-LE-SAUNIER
1945

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

PERSONNEL ENSEIGNANT DE LA FACULTÉ MIXTE

DE

MÉDECINE GÉNÉRALE ET COLONIALE ET DE PHARMACIE DE MARSEILLE

Doyen : Lucien CORNIL *Assesseur :* J. ROCHE

Doyen honoraire : L. IMBERT

Professeurs honoraires : MOITESSIER, CASSOUTE
GAUJOUX, COTTE, AUBARET, AUDIBERT.

Chargé de cours honoraire : TIAN.

Secrétaire : J. COMTE *Bibliothécaire :* Mme PEROL.

Professeurs :

Anatomie	MM.	SALMON
Anatomie pathologique et Pathologie expérimentale		CORNIL
Bactériologie		ROUSLACROIX
Chimie analytique et hydrologie		RIMATTEI
Chimie médicale		ROCHE
Clinique chirurgicale		FIOLLE
Clinique chirurgicale		BOURDE
Clinique exotique		HECKENROTH
Clinique des maladies nerveuses		ROGER
Clinique médicale		OLMER
Clinique médicale		MATTEI
Clinique médicale		MONGES
Clinique médicale infantile		GIRAUD
Clinique obstétricale		VAISSIÈRE
Clinique ophtalmologique		JAYLE
Clinique Oto-Rhino-Laryngologique		BREMOND
Clinique urologique		CHAUVIN
Histoire naturelle		GABRIEL
Histologie		ROMIEU
Hygiène générale et coloniale		VIOLLE
Médecine légale		MOSINGER
Parasitologie		JOYEUX
Pathologie chirurgicale		MOIROUD
Pharmacodynamie et matière médicale		MERCIER
Pharmacie		VIGNOLI
Physiologie		MORIN
Physique		CHEVALLIER
Thérapeutique		POINSO

Professeurs sans chaire :

Stomatologie	BELTRAMI
Médecine Légale	POURSINES
Physique	DUBOULOZ
Parasitologie	SAUTET
Histoire Naturelle	BALANSARD

Chargés de cours :

Clinique Dermatologique ..... VIGNE
Hydrologie Clinique et Thérapeutique ..... PIERI

Agrégés en exercice :

MM. BERTHIER	MM. ARNOUX	MM. AUDIER
CARCASSONNE	CHOSSON	DELPHAUT
BRAHIC	R. IMBERT.	DOR
FIGARELLA	PAILLAS	RECORDIER

Chargés des fonctions d'agrégés :

Chimie Médicale ..... DERRIEN
Physiologie ..... DONNET
Physique ..... ROUX
Anatomie ..... GRISOLI

Chargés de Cours complémentaires :

Embryologie ..... ROMIEU
Accouchements ..... CHOSSON
Anatomie Descriptrive ..... GRISOLI
Chimie Minérale ..... ARNOUX
Chimie Organique ..... DUMAZERT
Clinique de la Tuberculose ..... BERTHIER
Clinique des Maladies Contagieuses ..... RECORDIER
Clinique Chirurgicale Infantile ..... IMBERT
Gynécologie ..... FIGARELLA
Cryptogamie ..... PÉLLISSIER
Médecine Opératoire (travaux pratiques) ..... LENA
Microbiologie (Pharmacie) ..... GREBUS
Neuro-Chirurgie ..... PAILLAS (suppléant)
Obstétrique ..... CHOSSON
Pathologie Chirurgicale ..... LAMY
Propédeutique Chirurgicale ..... LUCCIONI
Propédeutique Médicale ..... J. OLMER
Pharmacodynamie (Pharmacie) ..... DELPHAUT
Psychiatrie ..... ALLIEZ
Toxicologie ..... GUILLOT

A LA MÉMOIRE DE MA MÈRE

A MA FEMME.

A MON PÈRE.

A MES FRÈRE ET SŒURS.

A MES BEAUX-PARENTS.

AUX MIENS.

A MES AMIS.

AVANT PROPOS.

Dans un précédent mémoire consacré à l'étude de l'appareil ligneux de *Cucurbita pepo* L., il nous était apparu que la feuille (comme la tige de cette espèce) ne pouvait prétendre à conserver la qualité d'unité indivisible que beaucoup d'auteurs semblent encore lui attribuer.

En particulier, son système conducteur vasculaire s'était révélé par trop complexe pour ne pas mériter d'être décomposé en éléments plus simples dont nous mettions en évidence le caractère commun : naissance isolément au niveau d'un nœud (point nodal), et à partir de celui-ci progression par différenciation nodifuge.

Depuis lors, nos travaux furent orientés vers la démonstration de l'hétérogénéité constitutive de la feuille. La solution du problème ainsi posé fut primitivement recherchée dans deux voies différentes : le bouturage épiphylle [129, 130, 131] et l'ontogénèse de l'appareil ligneux foliaire.

A l'heure actuelle, il nous apparaît que, malgré la constatation de l'analogie apparente des bourgeons édifiés à l'aisselle des nervures chez *Begonia rex* Putz. avec les formations axillaires courantes des tiges, cet argument peut tout au plus apporter la confirmation d'une identité de plan structural entre l'axe et le limbe.

Par contre, nous avons acquis la conviction que seule l'évolution du système vasculaire des feuilles est susceptible de révéler, non point seulement les indices, mais les preuves indiscutables de la complexité originelle de ces organes.

Dans cet ordre d'idées, en effet, les six années de travail dont nous apportons aujourd'hui les résultats, nous ont permis de déceler l'unité conductrice élémentaire, une et indivisible, et sur laquelle nous n'avions eu jusqu'ici qu'une opinion intuitive.

Elle semble, sans doute, très éloignée du convergent de CHAUVEAUD ; parallèllement, l'individualité morphologique correspondante, telle que nous la concevons, ne représente

plus qu'un souvenir de la Phyllorhize, mais se rapprocherait davantage du « primitive spindle » de BOWER.

Entre temps, BOUVRAIN (qui nous donnait son entière approbation à propos du principe de lignification nodale) apportait une argumentation puissante en faveur de l'hypothèse de la complexité foliaire. Toutefois, appuyée sur la constatation de divers degrés d'évolution dans les premiers stades de la morphogénèse conductrice de feuilles cotylédonnaires ou de jeunes limbes épicotylés, cette démonstration nous apparaît comme incomplète.

Pour nous, selon un principe dont nous ne nous sommes jamais départi, ces recherches demeurent dominées par le souci de dépasser ces phases primitives en envisageant l'ontogénèse vasculaire, du début au terme du développement des feuilles.

Nous avons déjà mesuré tout l'intérêt d'une telle méthode de travail en refusant, à propos de *Cucurbita pepo* L., de nous limiter à l'étude de sa plantule. C'est ainsi que nous avons été conduit à démontrer que dans les tiges les plus âgées, malgré un prodigieux degré de complication architectonique et structurale, les phylles élémentaires demeurent toujours perceptibles, et que l'axe édifié par leur coalescence ne possède jamais aucune formation qui lui soit propre.

Mais combien de modifications successives ces phylles ne subissent-elles pas ? Citons en particulier leur concrescence et leur fusion grandissantes génératrices de constructions essentiellement complexes : les faisceaux et vaisseaux polyvalents dont la valeur unitaire n'avait cependant pas été mise en doute jusqu'ici. On s'explique que dans l'ignorance de tels faits, révélés seulement dans les phases avancées de l'ontogénèse, tant d'interprétations erronées aient été soutenues sur la continuité du végétal. L'on conçoit notamment, sinon la qualité, du moins la puissance apparente de l'argument porté par DE MIRBEL contre la théorie du Phyton de GAUDICHAUD, lorsque, faisant la somme des feuilles et dans celles-ci le total des « traces foliaires », il croit pouvoir proclamer, à propos du Palmier, que sa stipe, si elle était due réellement à un ensemble de phytons, devrait atteindre un diamètre incomparablement plus grand.

Il est, à notre sens, regrettable que, dans le but de démon-

trer l'origine complexe du végétal, l'on s'adresse presque exclusivement à la plantule. Sans nul doute, les caractères ancestraux y sont plus perceptibles et ils imposent le principe même de l'hétérogénéité constitutive ; mais s'il semble admis que l'ontogénèse puisse s'appuyer sur la phyllogénèse, elle ne saurait se limiter à l'embryogénie ou aux premiers stades de la vie post-embryonnaire. Les phases ultimes et intermédiaires de l'évolution présentent un intérêt tout aussi marqué, car seuls ils nous autorisent à découvrir les véritables unités élémentaires, leurs modifications et leur agencement définitif.

Il nous a été permis de le prouver dans la tige de *Cucurbita pepo* L. ; dans le présent travail, dont nous fixerons plus loin l'objet précis, cette même idée directrice présidera à l'étude ontogénique de l'appareil vasculaire de quelques feuilles.

En démontrant l'existence de divers degrés d'évolution dans les nervures successives, Bouvrain a donné un démenti à la notion jusqu'alors acceptée de l'absence de vestiges de complexité ancestrale chez les feuilles. Le principe de l'hétérogénéité de celles-ci est acquis ; mais il nous appartient d'aller plus loin dans cette voie et, après avoir considéré les unités élémentaires, d'en décrire les modalités de coalescence, concrescence et fusion.

Avant tout autre, notre reconnaissance s'adresse à notre Maître le Professeur Gabriel. Nous lui devons l'idée première de ces recherches. C'est grâce à ses directives éclairées, à son enseignement de tous les jours, que nous avons pu acquérir sur l'anatomie végétale les notions qui nous ont permis de mener à bien la réalisation de ce second mémoire. Notre plus grande joie est de le voir présider à la soutenance de notre thèse. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre gratitude pour sa patience inlassable et la paternelle amitié dont, avec Madame Gabriel, il a bien voulu nous honorer.

Nous sommes profondément touché de la sincère et confiante amitié que M. le Professeur Balansard a toujours su nous témoigner. Nous n'ignorons ni le bénéfice que nous avons tiré de ses conseils, ni le désintéressement dont il fait preuve en nous accueillant dans l'équipe qu'il dirige avec tant d'autorité dans ses recherches sur les saponines. Qu'il soit assuré que notre admiration et tout notre dévouement lui sont acquis.

Notre reconnaissance va également à M. le Doyen Cornil sympathiquement intéressé à nos recherches.

Que Monsieur le Professeur Roche, Assesseur du Doyen, Messieurs les Professeurs Rimattei, Mercier, Vignoli, Arnoux, qui nous ont témoigné tant de bienveillance, veuillent bien agréer toute notre gratitude.

Nous avons encore l'agréable devoir d'exprimer nos sincères remerciements à M. Dauphine, Maître de Conférences à la Sorbonne, pour les encouragements et les conseils qu'il nous prodigua dès 1939 dans l'entreprise de ce nouveau travail. Nous le prions d'agréer notre respectueuse reconnaissance.

Nous n'aurions garde, enfin, d'oublier nos amis, assistants, et préparateurs du Laboratoire d'Histoire Naturelle, que nous avons toujours trouvés inlassablement dévoués. Parmi eux, M. Balma, Agent Technique et Mademoiselle Conil, Assistante, ont largement acquis des droits à une mention spéciale.

INTRODUCTION

Il n'est pas dans notre intention, comme introduction à ce nouveau travail, de présenter un historique complet du nombre considérable de travaux et théories élaborées dans le but de démontrer ou combattre la féconde hypothèse de LA HIRE [99] sur la nature complexe du Végétal.

A la suite de CHAUVEAUD [42], nous nous sommes appliqué en 1939 à en donner une classification [125], mise à jour depuis par BOUVRAIN [16].

Nous n'en exposerons donc qu'un bref et schématique résumé, nous étendant plus longuement ensuite sur l'exposition et la discussion des recherches ayant trait spécialement à la question de l'ontogénèse foliaire.

I. — *LE VÉGÉTAL CORRESPOND-IL A UNE COLONIE OU ASSOCIATION D'UNITÉS COMPOSANTES ?*

Contre cette conception se sont dressées les recherches de WOLF [**157**], MIRBEL [**113**, **114**], MOHL [**115**] et en particulier les travaux de VAN TIEGHEN [**149**, **150**, **151**], SCHOUTE [**136**], GWYNE-VAUGHAN [**92**, **93**, **94**], et autres partisans de la *théorie stélique*. On leur oppose encore ceux de BERTRAND [**5**, **6**] et CORNAILLES [**7**] et plus récemment de BRAUN [**25**], BRUNTZ [**26**] et BOUYGUES [**21**], qui décrivent la plante comme une individualité intangible dont les trois membres sont morphologiquement et anatomiquement définis avec précision.

Mais d'autres travaux désormais classiques semblent avoir démontré l'origine complexe du végétal et en particulier de sa tige. Le principe admis, l'accord ne s'établit malheureusement pas toujours sur la notion de l'unité constitutive.

BOWER avec sa théorie du strobile [**22**] et sa récente conception du « *Primitive Spindle* » [**23**, **24**] subordonne feuille et racine au fuseau ou axe primitif auquel, avec VLADESCO [**153**], THOMAS [**140**], BERTRAND P. [**11**], il attribue une origine directe et primordiale.

Les concepts de « l'*article* » dû à CELAKOWSKI [**37**] du « *Péricaulome* » de POTONIE [**134**] ou même du « *Mériphyte* » de LIGNIER [**105**, **106**, **107**, **108**, **109**] publiés de 1888 à 1903, défendus

par Bugnon [**28**] admettent encore une participation caulinaire originelle et faible, mais attribuent à la feuille l'importance primordiale dans l'origine multiple du végétal.

Pour Cuenod [**56**], dont le « *phyllome* » tel qu'il le décrit se révèle très voisin de la phyllorhize de Chauveaud, « les feuilles s'engendrent les unes les autres et la tige à l'origine n'aurait pas d'existence propre en dehors des feuilles qui président à sa formation ». Malheureusement, il admet que l'axe devient secondairement une entité réelle.

Plus exclusive est par contre la théorie du *Phyllome* de Delpino [**66**] qui, adoptée ultérieurement par De Vries [**154**] et modifiée par Vuillemin [**155**], conçoit dans la fusion des feuilles seules, la formation de la tige ou « *Phyllopode* ».

La même notion paraît dominer dans les travaux de Col [**53, 54**], Grelot [**89, 90**], Gidon [**84**], Flot [**67, 68, 69**], Bonnier [**13**], et Lenoir [**103, 104**], tandis que, derrière Gaudichaud [**81, 82, 83**], paraissent se ranger, en modifiant quelque peu sa remarquable théorie du *Phyton*, Hanstein [**96**], Noegeli [**121**], Dangeard [**59**] et d'autres encore.

Les lois de l'évolution vasculaire définies par Chauveaud devaient lui permettre de réfuter les unes et les autres de ces théories, caulinaires, foliaires ou phytonaires, car la tige, loin d'avoir une origine primitive et une valeur prépondérante, se montre subordonnée à la feuille d'une manière indiscutable. Par ailleurs, la feuille ou le phyton, si on les considère en tant qu'unité constitutive originelle à laquelle seraient subordonnées tige et racine, ou racine seule, suppose un ajustement ultérieur de cette dernière, donc une origine plus récente incompatible avec la notion d'accélération basifuge.

Ce sont précisément ces règles de l'évolution vasculaire et de l'accélération basifuge du convergent qui, établies dans une série de recherches échelonnées de 1903 à 1920, ont amené Chauveaud à concevoir dès 1914 [**43**] une théorie conciliant à la fois la morphologie, et l'ontogénèse de l'appareil conducteur.

La « *phyllorhize* » nous apparaît ainsi comme le résultat incontestable du concept d'*évolution vasculaire* et ces deux notions restent indissociables. On paraît l'oublier trop souvent lorsqu'on lui reproche, comme Bugnon [**27**] ou Gravis [**86**], sa parenté avec le « *Phyton* ».

L'unité morphologique devient une plantule en miniature possédant les trois organes (racine, tige et feuille) et capable comme l'a démontré expérimentalement Dauphiné [**61**], de vivre indépendamment. Il n'y a plus de subordination de l'un des trois membres aux deux autres ou à l'un d'eux, mais égalité dans l'origine, les différences de structure étaient expliquées par une évolution sur place de l'unité conductrice (le *convergent*) dans les portions rhizaire et phyllaire.

La supériorité incontestable de la phyllorhize réside avant tout

dans sa parfaite concordance avec l'ontogénèse de l'appareil vasculaire.

Cette unité visible, que l'on peut photographier ou expérimenter, a reçu, depuis sa conception, de multiples confirmations ; adoptée par Becquerel [**2**, **3**, **4**], Tronchet [**145**, **146**, **147**, **148**], Vladesco [**153**], Mlle Fourcroy [**70**], elle a inspiré de récents et importants mémoires comme celui de Bourreau [**15**] et en particulier celui de Bouvrain [**16**]. Nous avons également apporté notre contribution à la défense de cette conception [**125**].

A la vérité, une indiscutable parenté lie entre elles toutes ces théories.

A propos du concept caulinaire de Bower, Vladesco [**153**] n'a-t-il pas démontré que les deux notions de fuseau primitif et de phyllorhize, loin de s'opposer, se complètent ? Et Bouvrain [**22**] n'a-t-il pas écrit qu'il croyait pouvoir identifier le Primitive Spindle à la formation d'une masse méristématique, en apparence homogène, mais provenant en réalité de la fusion des résidus de méristème initial appartenant à des phyllorhizes voisines ? Ce « Primitive Spindle » serait-il donc à son tour décomposable en éléments plus simples ?

Nous avons déjà signalé l'étroite parenté qui relie la conception du phyllome de Cuenod à la phyllorhize. A propos d'une note de cet auteur [**58**], Bouvrain fait remarquer que le phyllome sans racine de Cuenod correspond effectivement à la phylle de la phyllorhize de Chauveaud.

Par ailleurs, les concepts purement foliaires de Delpino, ou mi-foliaire, mi-caulinaire de Celakowski, Lignier, ou encore phytonaires de Gaudichaud ou Schultz [**137**] ont sans doute, pour grande lacune, d'avoir, les premiers surtout, négligé la racine, *mais leur base*, comme pour la phyllorhize elle-même, *reste incontestablement la feuille que nul d'entre eux encore n'a songé à subdiviser en unités plus réduites.*

II. — *ANALOGIE DE STRUCTURE ENTRE TIGE ET FEUILLE.*

Mais l'hypothèse de la complexité du végétal semble ne point devoir s'arrêter à la notion de feuille unité ou partie d'unité, car la distinction précise entre l'axe et l'appendice pose un problème souvent insoluble.

On sait, en effet, que De Candolle, à propos d'une étude sur la feuille des Piperacées [**34**], présentait déjà cet organe comme « un rameau à face postérieure atrophiée ». Dans sa « théorie de « la feuille [**35**] », il la définit avec précision en 1868, comme « une tige dont le point de végétation aurait été de bonne heure « frappé de stérilité, puis dont la croissance se serait arrêtée, « donnant naissance à un organe de taille limitée ».

L'auteur, sans doute, « rapporte tout à la tige », mais il semble

déjà frappé par la similitude du plan structural de l'axe et de la feuille. Cette notion, qu'il soutient encore en 1879 [**36**], s'opposant aux définitions des différents organes précisées par Van Tieghen et Bertrand, trouve l'appui de Trécul [**144**].

De Lanessan [**101**] signale vers la même époque un certain nombre d'exemples de feuilles qui semblent présenter des caractères propres aux tiges. Par ailleurs, les travaux de Potonie, Tansley [**139**] et Paul Bertrand [**8**] ont permis de constater, dans la Paleobotanique, l'existence d'organes formant transition entre les feuilles et les tiges et présentant, en dehors d'une surface de symétrie prédominante, une autre surface de symétrie perpendiculaire (1).

La notion « d'axes phyllophores », proposée par Bertrand en 1933 [**10**] et récemment défendue par Chadefaud [**38**], constitue un excellent argument en faveur de l'identité originelle des plans structuraux de l'axe, et des rachis ou nervures auxquelles l'auteur décerne la qualité d'axes foliaires.

Enfin tout récemment, à propos des pousses végétatives des Monocotylédones, Chouard nous révèle que les notions de tiges et de feuilles n'ont aucune distinction certaine et générale quant à l'origine de ces organes [**50**, **51**, **52**].

Dès lors, puisqu'il semble acquis que la tige est une colonie ou association d'unités, comment ne pas émettre la même hypothèse, sinon pour toutes, du moins pour certaines feuilles ?

III. — *LA FEUILLE SERAIT-ELLE A SON TOUR DÉCOMPOSABLE EN UNITÉS ÉLÉMENTAIRES ?*

Le premier, De Candolle semble avoir formulé, avec une précision surprenante, « que la feuille n'est point une unité mor-
« phologique. L'unité, c'est la saillie et le faisceau correspon-
« dant » [**35**].

Dans son essai sur l'évolution morphologique du règne végétal de 1889 à 1911, Lignier [**107**, **110**, **111**] distingue déjà dans les feuilles d'une part des phylloïdes (auxquels il confère une origine simple) et des feuilles vraies (dont il envisage la nature complexe) qui, appartenant en propre aux plantes à graine (Phyllinées), « *auraient été à l'origine dans une plante de vérita-*
« *bles branches ramifiées* (Meriphytes) *qui se seraient aplaties*
« *et dorsiventralisées dans la suite* ».

(1) Sur ces organes s'insèrent 4 files d'appendices de deux ordres et ces appendices eux-mêmes présentent parfois une structure analogue (*Stauroptéris-Oldhamia*).

L'ensemble possède alors l'allure d'un buisson assez touffu dont l'aspect n'a aucun rapport avec celui des feuilles de plantes actuelles.

Cependant, dans des ramifications d'ordre plus ou moins élevé, il ne subsiste plus qu'une surface de symétrie. Comme le remarque Morvillez [118], on suit donc l'établissement progressif des caractères d'appendice dans un organe présentant primitivement des caractères d'axe à sa région inférieure.

En 1903 [**108**] et 1904 [**109**] l'auteur considère que « *si la « tige est un axe cauloïde propre, à développement originairement « sympodial, et qui a simplement accru grâce aux apports que « lui fournissaient les mériphytes* (ou groupements de cauloïdes « appendiculaires successifs) ; *les rachis ou pétioles, pétiolules ou « nervures sont entre eux comme les pétioles sont aux tiges, car « les cauloïdes se mirent en rapport les uns aux autres en état « de subordination progressive de la base au sommet et du centre « vers la périphérie* », certains devenant prédominants et axiaux constituent le tronc et les rameaux, alors que les parties subordonnées prennent l'aspect d'appendices symétriques, chacun par rapport à un plan unique.

Lignier, et après lui Col [**53**, **54**], admettent déjà la complexité infinie du végétal dans tous ses membres.

Pour Bertrand [**9**] également, le corps du végétal vasculaire peut se représenter comme composé tout entier d'axes simples ou cauloïdes, offrant tous la même structure et ramifiés par dichotomie.

En 1919 et 1924, modifiant quelque peu les conceptions de Lignier, Vuillemin [**155**, **156**] attribue seulement à quelques feuilles comme les cotylédons ou étamines, qu'il désigne sous le vocable de « Frondoïdes », une origine complexe, tandis qu'il range les feuilles végétatives des plantes à graine parmi les unités ou organes simples. Enfin, une nouvelle modification est apportée par Bugnon [**32**] qui, rappelant ces deux auteurs *et concevant que « toutes les feuilles des plantes à graine sont issues du type méri- « phytaire* », étend à un nombre considérable d'espèces la notion de la complexité foliaire et consacre de nombreuses notes à la défense de cette hypothèse [**29**, **30**, **31**].

Ce point de vue paraît être également celui de Morvillez qui écrit en 1924 [**119**] : « *l'étude de la base de la feuille montre les « vestiges d'une organisation primitive, d'où il résulte que la « feuille de beaucoup de plantes supérieures provient de la fusion « d'un certain nombre d'organes élémentaires, fusion dont on « peut suivre les progrès dans diverses séries végétales* ».

Chodat en 1929 [**48**, **49**] estime de même que la feuille « *n'est « pas une entité fondamentale et primitive, mais un organe sim- « plifié ayant conservé des complications de son passé histori- « que, les dents marginales, vestiges d'un organe jadis ramifié* ».

Dans de nombreuses mises au point, Bower admet la même hypothèse et en 1931 [**24**], rappelant que la feuille primitive est très divisée, il ajoute que, lorsqu'elle se trouve constituée par une lame entière, cet aspect peut être attribué à la coalescence des ramifications. Par ailleurs, distinguant les microphylles et les mégaphylles, il admet pour ces dernières que certaines doivent leurs origines à des dichotomies successives.

En 1939, à propos de l'ontogénie du système ligneux de *Cucurbita pepo*, nous écrivions à notre tour [**125**] : « *tout se passe « comme si, dans cet appendice dorsiventralisé aplati, et à symé- « trie bilatérale que constitue la feuille, la formation des lobes*

« *correspondait à une portion du sommet ou mamelon végétatif* « *entraîné dans l'appendice* ». A ce sommet végétatif correspondrait la formation d'un « *système nodal* » (point d'apparition de l'unité ligneuse, conductrice).

En 1941, BOUVRAIN enfin considère que « *si la feuille est l'élé-* « *ment constitutif de la plante, elle se révèle trop complexe pour* « *ne pas mériter d'être décomposée en unités* » [**16**]. « Il faut « donc », constate-t-il dès le début de son mémoire, « rechercher « des unités composantes plus réduites, comparables entre elles « et pouvant entrer dans la constitution de chaque feuille ».

Critiques et défense de la conception complexe de l'origine foliaire.

L'argument le plus puissant opposé à ce nouveau concept est fourni par CHAUVEAUD qui écrivait en 1921, dans le cadre de la phyllorhize intangible, que la prépondérance de la feuille a produit des plantes macrophylles ou Ptéropsidia tandis que la prépondérance de la caule a produit des plantes microphylles ou Lycopsidia. L'auteur de la Phyllorhize le rappelle en 1924 [**46**] à propos d'une note de BUGNON [**53**] qui émet, après LIGNIER, l'opinion que la caule préexiste à la feuille.

Par ailleurs, en 1930, dans une réponse à CHODAT, CHAUVEAUD [**47**] oppose à cette conception de l'origine complexe de la feuille les lois de l'évolution vasculaire.

Si, écrit-il dans son argumentation, le caractère ancestral (la dichotomie) était nettement représenté au cours du développement de la feuille dans le bourgeon, il devrait être représenté aussi nettement dans les feuilles que produit la plante avant de donner le bourgeon, c'est-à-dire pendant son jeune âge ou mieux pendant sa période embryonnaire. Or, dans la première feuille, CHAUVEAUD n'a jamais constaté de vestiges de complexité ancestrale. Les bifurcations correspondent toujours à une phase récente (superposée).

DAUPHINÉ insiste en 1942 sur « l'importance qu'avaient aux yeux de CHAUVEAUD les caractères primitifs d'une organisation » [**65**].

Effectivement, BERTRAND et DEHAY admettent également que la feuille des Angiospermes est une construction moderne et que, à l'exemple de la tige, cet organe « a subi des métamorphoses si importantes qu'il ne renferme plus rien des structures ancestrales » [**12**].

Néanmoins, nous avoue BOUVRAIN, à propos de son maître [**17**] l'auteur de la Phyllorhize, lorsqu'il considérait « *un cotylédon* « *dont la nervation était complexe, était embarrassé au sujet de* « *la valeur des petites nervures par rapport à la principale. Elles* « *sont comme la monnaie du convergent disait* CHAUVEAUD » ; et,

ajoute Bouvrain, « cette nécessité de pulvérisation de son unité « lui répugnait ».

Cette « répugnance » est définitivement surmontée en 1941 par Bouvrain qui, dans le cadre de la Phyllorhize, écrira [**16**] « pour « moi, la feuille est déjà le résultat de la coalescence de nom- « breuses phyllorhizes dont les convergents très évolués, fais- « ceaux libéro-ligneux, ont fusionné à maintes reprises et il « étaye solidement sa conception en l'appuyant sur les lois de « l'évolution vasculaire ».

En effet, faisant allusion aux observations de Chauveaud [**42**], et après lui de Tronchet [**148**] à propos d'une accélération plus grande des convergents inter-cotylédonnaires par rapport aux convergents cotylédonnaires dans les plantes à racine tétrarche, il insiste sur le fait « qui mérite de retenir l'attention », à savoir qu'« un tel convergent intercotylédonnaire résulte de l'union d'une « nervure latérale du cotylédon gauche avec une nervure latérale « du cotylédon droit » [**16**, p. 89].

« *Un faisceau latéral cotylédonnaire* libéro-ligneux *devient*, « dans cette interprétation, *la forme évoluée d'un convergent* dont « la forme primitive n'apparaît que dans la racine (p. 90) ». De ces deux faisceaux latéraux cotylédonnaires, il est important de noter que le moins volumineux en se fusionnant avec le premier réalise avant d'avoir atteint sa forme primitive « *une réduction du nombre des convergents* ». Jusqu'ici, explique Bouvrain, cette réduction du nombre de convergents n'a été envisagée que lorsqu'elle s'effectue par la fusion des formes primitives (1).

Plus loin, l'auteur précise : « les convergents existent toujours, « mais particulièrement soumis à l'accélération basifuge, ils n'éla- « borent que leurs éléments les plus tardifs dans l'évolution vas- « culaire normale ». Et Bouvrain est donc en mesure d'affirmer [**16**, p. 131] que « *pour une même phylle, la nervure médiane « est moins évoluée que les nervures latérales, celles-ci étant plus « récentes.* Ainsi les nervures latérales cotylédonnaires ne pré- « sentent jamais les vaisseaux des premières phases de l'évolu- « tion ».

Les vestiges de complexité seraient-ils donc désormais démontrés dans le cotylédon, et leur présence deviendrait-elle ainsi indubitablement un argument ontogénique de premier ordre pour les partisans de plus en plus nombreux de la nature complexe de la feuille ?

Dauphiné émet une critique de cette conception de l'évolution vasculaire : « il ne faudrait pas confondre avec l'accélération « basifuge les autres formes de l'accélération, soit normales (dans « la réduction ou l'augmentation du nombre des convergents), « soit accidentelles (dans le cas des traumatismes) ». Dans cet ordre d'idées, paraissent seules à retenir les dispositions qui cons-

(1) C'est ainsi que l'ont décrite Hill et de Fraines [98], Compton [55], Tronchet [145, p. 17] dans les plantes anormales, et que les modalités suivant lesquelles s'opère cette fusion ont été précisées par Tronchet [146-147] et par Mlle Fourcroy [71-73].

tituent le premier cycle (centrique, excentrique, alterne) et le caractère plus évolué que représente par rapport à celui des dicotylédones le faisceau fibro-vasculaire des Monocotylédones [**65**, p. 98 - 99].

Mais Bouvrain va plus loin encore lorsque, envisageant les premières phylles épicotylées, il retrouve un degré d'évolution plus avancé dans les nervures latérales par rapport à la nervure médiane. « *Les nervures latérales ont,* écrit-il (p. 131), *une scléri-* « *fication proportionnellement plus intense que celle de la ner-* « *vure médiane : autre aspect de leur grande accélération* ».

Dès lors « la première feuille épicotylée cesse de représenter « une phyllorhize, elle devient un ensemble de phyllorhizes inti- « mement soudées » (p. 89) et Bouvrain peut enfin affirmer « que « la feuille est le résultat de la coalescence de nombreuses phyl- « lorhizes dont les convergents très évolués, faisceaux libéro-li- « gneux, ont fusionné à maintes reprises dans l'épaisseur du « limbe et le long du pétiole, donnant ainsi un nombre très ré- « duit de faisceaux à valence multiple ».

Pour Dauphiné, il apparaît certain que Bouvrain a détourné de son sens primitif le terme de « convergent » ; il rappelle, en effet, que, « à partir du moment où la disposition superposée se trouve « réalisée dès le début, Chauveaud n'emploie plus l'expression de « convergent mais celle de cordon conducteur ou de faisceau » et pourtant, ajoute-t-il, « il s'agit toujours d'unités élémentaires de « l'appareil conducteur » [**65**, p. 99].

Avant Bouvrain, en 1939, loin d'avoir prétendu accorder valeur de phyllorhize à une feuille de *Cucurbita pepo* comme il tend à nous le faire dire [**16**, p. 249] n'avions-nous pas spécifié que « si « la tige correspond exclusivement à la coalescence *des caules* « *des phylles successives,* qu'elle ne constitue pas de ce fait une « unité mais un complexe, on pourrait être tenté de conclure « que *la feuille ne constitue pas non plus une entité mais un* « *complexe appendicularisé et aplati ;* du moins en ce qui con- « cerne la formation de son appareil conducteur » [**125**, p. 248] ? Ce sont même ces observations sur la nature indubitablement complexe de la feuille des Cucurbitacées qui sont à l'origine du présent travail.

Mais Bouvrain a montré plus de hardiesse dans cette affirmation ; il conserve le mérite incontestable d'une démonstration qui détruit définitivement les incompatibilités originelles entre la théorie de Chauveaud et la notion de plus en plus précisée de la complexité architectonique de la feuille.

Malheureusement, nous aurons l'occasion de prouver que cet auteur et avec lui M^lle^ Fourcroy, commettent une profonde erreur lorsque, admettant l'origine complexe de la feuille dans le cadre de la phyllorhize, ils croient pouvoir affirmer que les phyllorhizes constitutives de la feuille « *naissent simultanément* en nombre « variable et sont concrescentes sur toute leur longueur » [**78**].

OBJET DU TRAVAIL.

Si de récentes acquisitions ont permis de confirmer la nature complexe de la feuille, ou tout au moins de réduire à néant l'argumentation opposée à ce principe, il est à remarquer que la démonstration ne s'appuie encore à l'heure actuelle que sur les toutes premières phases de l'ontogénèse foliaire.

Bouvrain l'a pratiquement limitée à l'étude de grosses nervures de premier ordre, et dans nos recherches sur *Cucurbita pepo* [125, 126] nous ne sommes pas allé au-delà des unités conductrices de 2e et 3e ordre, encore relativement importantes, et auxquelles paraissent correspondre par la saillance de leur pointe des lobes secondaires ou tertiaires ; leur valeur unitaire ne peut être mise en doute dans l'organe naissant.

Mais que se passe-t-il par la suite ? Car nul n'ignore que ces nervures principales sont encore abondamment ramifiées.

Quelle signification prennent alors ces branches nouvelles pour lesquelles on ne constate plus aucun parallélisme morphologique (lobule ou dent) décelable ?

Sont-elles, par rapport aux précédentes, comme les faisceaux des feuilles par rapport aux tiges, ce qui fournirait une démonstration de leur autonomie et de leur valeur unitaire ? Et tout le système conducteur de la feuille représente-t-il, dès lors, une association d'unités élémentaires non ramifiées ? Doit-on les considérer au contraire comme des ramifications proprement dites de l'unité conductrice ? En un mot, existe-t-il alors un cordon conducteur ramifié ?

Tel est le premier aspect du problème proposé ; il ne paraît pas avoir été envisagé jusqu'ici.

Il en est un autre, non moins important ; quel est le processus de la fermeture du circuit vasculaire qui, aboutissant à la délimitation des mailles primaires, contribue dans la

suite à subdiviser celles-ci par la formation d'un réseau alvéolaire de plus en plus réduit.

A leur sujet deux hypothèses de départ sont permises :

a) les réticulum peuvent-ils être dessinés par la subordination d'éléments conducteurs représentant une association d'unités élémentaires ? Dans ces conditions, nous devrons étudier quel est le mécanisme topographique de cette subordination ;

b) ou doit-on l'attribuer à l'anastomose d'éléments de conjonction sans aucune valeur ontogénique ?

Par ailleurs, un troisième aspect retiendra notre attention. On connaît, dans la feuille et en particulier dans ses parties internervulaires dont la croissance est terminée, des éléments conducteurs auxquels Sanio a donné le nom de trachéides et l'on sait à leur propos la part qu'elles prennent dans l'édification des ramuscules libres, véritables terminaisons de l'appareil conducteur foliaire.

Que représentent à leur tour ces formations et leurs éléments constitutifs ? Sommes-nous, à leur sujet, en présence d'éléments de conjonction ou sans autre signification que le rôle de réservoir d'eau que les physiologistes leur attribuent ?

L'étude enfin de la synthèse de l'appareil conducteur sous l'effet de la coalescence des éléments basipètes des cordons élémentaires nous amènera à d'inédites observations sur les notions déjà acquises de « faisceaux mixtes » (désignés ensuite par Bouvrain sous le nom de faisceaux à valence multiple) [**16**, p. 91] et de « vaisseaux mixtes » appelés après nous éléments à valence multiple par M^lle^ Fourcroy [**74**].

En résumé, ce travail sur un matériel fourni par des feuilles parfaites (épicotylées) de plus en plus âgées, comporte de bout eu bout la recherche de l'unité conductrice, de ses points et directions de différenciation et de ses rapports avec la morphogénèse des diverses parties du limbe. Il s'applique ensuite à établir une discrimination entre les éléments appartenant à un cordon conducteur et ceux qui ne paraissent entrer en scène que pour des besoins physiologiques.

Comme nous l'avons fait à propos de la tige de *Cucurbita pepo* dans notre précédent mémoire, le travail actuel ne se

limitera donc pas à l'étude des ébauches foliaires ou tout au plus d'organes jeunes prélevés sur de frêles plantules, il reste selon le principe que nous avons énoncé dès le début, dominé par le souci d'étudier l'ontogénèse d'un organe d'un bout à l'autre de son évolution.

Plan adopté.

Ce Mémoire comprend :

1° Un exposé préliminaire de l'état actuel de nos propres acquisitions sur le « Système nodal » servant de cadre et de méthode à notre travail.

2° Des recherches personnelles sur deux systèmes de nervation parmi les feuilles de plantes Dicotylédones.

A. Type pelté (*Tropaeolum majus* L.)

B. Type penné (*Periploca gracea* L.)

3° Les conclusions analytiques et synthétiques sur la trachéogénèse foliaire.

Procédé d'étude.

Nous ne reviendrons pas sur les techniques utilisées pour l'étude de la trachéogénèse. Elles ont été exposées en détail au cours de notre précédent mémoire et dans quelques notes spéciales [80, 79, 124]. Leur principe reste l'étude « in situ » par transparence et sa vérification par coupes.

Une mention spéciale doit être réservée à l'utilisation d'un réactif éclaircissant (à base de chloral, glycérine, alcool) et colorant spécifiquement la lignine (grâce au sulfate neutre d'aniline) (1). Il permet un montage direct et l'éclaircissement peut être activé par chauffage.

---

(1) En remplaçant le sulfate d'aniline par le sudan III, M. Bertrand utilise ce réactif pour l'étude « *in situ* » de divers appareils sécréteurs.

RECHERCHES PERSONNELLES

CHAPITRE PRÉLIMINAIRE.

LE « SYSTÈME NODAL ».

De nos recherches sur l'ontogénèse de l'appareil conducteur ligneux [125, 127, 128], un principe essentiel peut être dégagé, il constitue la base de ce travail. *Dans une partie aérienne quelconque du végétal, quels que soient l'âge et le degré de différenciation de l'organe envisagé, l'ébauche primordiale de tout élément vasculaire a son siège au niveau d'un nœud, où quelques trachées isolées forment ce que nous avons appelé « un point nodal ».*

Nous nous proposons de préciser dès à présent, et d'une façon très générale, les conditions dans lesquelles se différencient et évoluent ces « systèmes nodaux ».

Dans le processus en apparence complexe de la trachéogénèse, c'est-à-dire de l'ensemble des phénomènes préparatoires et concomitants de la lignification, on peut distinguer trois périodes essentielles :

1° Une phase où les phénomènes cytologiques affectent exclusivement le contenu cellulaire, c'est-à-dire noyau et protoplasma.

2° Une phase dans laquelle la membrane devient le siège de transformations progressives qui peuvent se résumer en épaississement et lignification.

3° Une phase ultérieure à la lignification.

1re Phase :

Les modifications cytologiques affectent exclusivement le contenu cellulaire.

La membrane demeure cellulosique et homogène.

Avant la différenciation ligneuse d'un organe en voie de formation (bourgeon par exemple), le méristème est caractérisé par la présence de cellules centrales qui se divisent par des cloisons

perpendiculaires au grand axe. Elles donnent des files d'éléments régulièrement empilés les uns sur les autres. Leur aspect, dans un examen par transparence ou en coupes longitudinales, est celui de colonnes isolées ou groupées.

Ces cellules, caractérisées primitivement par un noyau et un protoplasma très actifs, cessent de se cloisonner plus rapidement que les éléments voisins. Leur rapport nucléo-plasmatique diminue et le noyau devenant définitivement quiescent se loge contre la paroi. Il dégénère et disparaît ensuite comme l'a démontré VIDAL [**152**].

Le point de départ de cette quiescence nucléaire a son siège strictement au point nodal où les éléments peu soumis à l'étirement demeurent plus courts et entassés. Une ou deux cellules y sont tout d'abord affectées. Par la suite la dégénérescence nucléaire gagne de proche en proche les éléments voisins en direction basipète et basifuge.

La propagation des phénomènes de quiescence nucléaire et de dégénérescence nucléo-plasmatique *est donc essentiellement nodifuge.*

Effectivement dans un organe âgé le phénomène est en tous points identique. La dégénérescence du contenu cellulaire des éléments différenciés aux dépens du feuillet interne du cambium apparaît au point nodal, elle affecte un faible nombre d'éléments (1) et se propage ensuite dans les deux directions *établissant la jonction avec les points nodaux voisins.*

2e PHASE :

Transformation de la membrane.

Elle peut être décomposée en deux temps :

a) ***épaississement***

b) ***lignification***

qui se suivent d'ailleurs avec une rapidité exceptionnelle.

A. — *L'épaississement* de la membrane pecto-cellulosique ou cambiale, selon DAUPHINÉ [**63**] se révèle tributaire de deux procédés souvent simultanés : augmentation de volume de la lame pectique moyenne d'une part, et par ailleurs, apposition de couches cellulosiques nouvelles sur la face interne de la membrane.

Dans le cas de cellules destinées à donner naissance à des vaisseaux, la cloison pectique mitoyenne acquiert un épaississement homogène sur toute l'étendue de sa surface, tandis que l'apposition de couches cellulosiques nouvelles dessine un filament spirale particulièrement fin et serré.

Ce phénomène comme la dégénérescence nucléo-plasmatique

(1) Dans le cas où le vaisseau a un diamètre très large, le groupe des cellules affecté par la quiescence est, toutes proportions gardées, particulièrement important en diamètre et en longueur. La forme des éléments est alors irrégulière, mais le processus demeure identique.

procède à partir d'un point nodal et en direction nodifuge. Dans les préparations transparentes des jeunes organes il est exceptionnellement visible sur une file de cellules car, précédant de très peu la lignification, il n'est généralement en avance sur elle que de un à deux éléments nodifuges.

B. — *La lignification* débute alors et nous savons qu'elle porte exclusivement sur le filament spirale. Suivant un plan dont nous pouvons désormais prévoir le détail, elle affecte d'abord les zones nodales où *la première ébauche de l'appareil vasculaire prend ainsi toujours l'aspect caractéristique de trachées isolées* à filament spirale dense et serré. Ce sont proprement ces « ilôts » vasculaires isolés que nous avons appelés « *points nodaux* ».

Dans la construction d'un même cordon vasculaire il existe ainsi une succession de points nodaux qui, une fois individualisés, sont raccordés entre eux suivant le principe désormais bien établi de différenciation nodifuge. *L'ensemble de cette architecture initialement nodale* constitue le « *système nodal* ».

Mais parmi les divers points nodaux d'un même système, *il en existe toujours un qui, affecté avec priorité, devient le point de départ du cordon conducteur.* Nous l'appellerons « *point initial de trachéogénèse* ».

Dans l'ontogénèse de l'appareil ligneux d'un végétal dicotylé, nous avons établi que les points nodaux initiaux se vascularisent au niveau de l'insertion pétiolaire de la feuille naissante.

Au-dessous, leurs éléments basipètes respectifs plus ou moins coalescents édifient la totalité du système conducteur de la tige, tandis que au-dessus, en direction basifuge, ils concourent à former l'appareil vasculaire de chaque feuille (1).

De part et d'autre du point initial la différenciation est donc essentiellement nodifuge, se propageant avec des activités différentes vers la base ou le sommet du végétal.

Néanmoins, si l'on s'accorde en général pour la définir comme basipète dans la tige, nous savons que c'est là le résultat d'un examen d'ensemble assez grossier.

A la vérité, on peut y distinguer deux séries de faits(le premier fort mal connu dans ses détails et le second à peu près ignoré).

a) Tout d'abord, à partir d'un point initial baso-pétiolaire, le processus de la différenciation nodifuge est plus rapide en aval qu'en amont.

Nous avons démontré que ce phénomène est dicté par la nécessité du raccord de ces ilôts vasculaires avec l'appareil conducteur sous-jacent. Mais, ce raccord une fois établi, il est incontestable que la différenciation se poursuit encore en direction basipète où

(1) Cette notion a reçu sa vérification dans le mémoire de Bouvrain qui [16, p. 23], sous le nom de *point fixe relatif*, désigne une zone « où commencent les différenciations conductrices pour se poursuivre de façon basifuge au dessus et basipète au dessous c'est le point nodal de Pellissier ».

elle a pour effet d'augmenter le système conducteur de l'axe et de provoquer par la suite dans la racine l'apparition d'éléments conducteurs nouveaux ainsi que nous l'avons admis [**125**, p. 64] après DAUPHINÉ [**62**] et que l'a vérifié récemment BOUVRAIN.

Cette différenciation basipète (sous initiale) procède dans la tige d'une façon très spéciale :

De proche en proche, par étapes, les points nodaux inférieurs se lignifient tout d'abord, *nous les appellerons les points relais ou jalons nodaux.* Dans les intervalles, la série des entrenœuds successifs lignifie ensuite les cellules vasculaires de la même file et le raccord se trouve réalisé par un classique processus de différenciation nodifuge.

En définitive, si l'on considère un même cordon conducteur, la progression des trachées basipètes au-dessous du point initial est essentiellement discontinue.

Par contre, au-dessus et vers la feuille nous avons jusqu'ici observé la continuité des éléments basifuges. Cette constatation semblerait indiquer que les nœuds n'y sont pas préformés et que le point initial représente en somme le point nodal le plus élevé d'un même système.

Enfin, nous avons signalé l'inéluctable conséquence de l'échelonnement progressif des cordons vasculaires participant à l'édification du système conducteur du végétal (c'est-à-dire de sa tige ou de ses feuilles).

Il se traduit inévitablement par l'opposition à un même niveau des sens de différenciation des éléments appartenant (du point de vue ontogénique) à deux cordons conducteurs différents.

La succession des points initiaux implique, entre deux d'entre eux, s'ils sont consécutifs la coexistence dans l'intervalle qui les sépare des éléments basifuges du cordon le plus ancien d'ordre n et des éléments basipètes du dernier formé d'ordre n + I.

Cette notion fondamentale, ignorée jusqu'à nous, constitue un moyen exceptionnel d'identification des unités constitutives dans l'évolution de l'appareil conducteur.

Elle a été adoptée par BOUVRAIN. En nous donnant dès à présent l'explication de la coexistence en un point précis de vaisseaux basifuges et basipètes, *elle interdira de reconnaître qualité d'unité à l'organe qui les possède et offrira un argument incomparable à la notion de son hétérogénéité constitutive.*

Il est à peine utile de rappeler les anastomoses entre faisceaux et au sein de ceux-ci entre vaisseaux. Les éléments polyvalents qui en résultent représentent nécessairement les fusions de parties basipètes de divers cordons élémentaires à la condition expresse qu'ils soient de même âge.

3e Phase :

Postérieure à la lignification et terminologie du xylème.

On sait que l'élément vasculaire naissant quel que soit son diamètre, offre primitivement l'aspect d'une trachée à spirale serrée.

Sa destinée ultérieure, et sa structure histologique (comme l'ont écrit Bonnier et Friedel. [**14**]), sont tributaires du mode d'accroissement de la partie de l'organe où il se trouve.

A une époque où le végétal croît en longueur, l'étirement passif se traduit dans le vaisseau par la dislocation partielle ou complète de la spirale lignifiée. Ainsi peuvent se former les éléments annelés (1). Nous les groupons sous le vocable de Protoxylème parmi lesquels le doyen d'âge (le plus ancien élément du faisceau) sera appelé « Pointement trachéal ».

Dès lors, il devient logique d'admettre que deux éléments de même âge ont nécessairement au même niveau le même degré d'étirement.

Par contre si l'on sait que les régions nodales et internodales ne sont pas soumises à un égal degré d'étirement, il devient aisé de prévoir qu'un élément vasculaire peut, sur sa longueur, se présenter sous des aspects très différents, et que sa place dans le faisceau ne saurait être identique à travers les entre-nœuds successifs.

De pointement trachéal il devient ensuite protoxylème, metaxylème et élément secondaire. Ceci démontre l'inutilité en ontogénie de l'emploi d'une terminologie dont l'intérêt est exclusivement topographique.

Nous utiliserons donc dans cette étude les termes de cordon ou unité vasculaire, distinguant de part et d'autre du point initial, une partie basifuge (supra-initiale) et une partie basipète (sous-initiale) qui, dans le jeu de la subordination d'unités successives, sont susceptibles de coexister à un même niveau.

---

(1) Chauveaud [41] a par ailleurs nettement établi qu'un allongement intensif pouvait agir sur la partie cellulosique de la membrane qui, à la limite de son élasticité, se trouve rompue et laisse comme trace de son passage une lacune.

Inversement dans un organe où l'accroissement longitudinal est terminé, le vaisseau nouveau n'est plus soumis à l'étirement, la soudure des tours de spire dessine alors, sur ses membranes, les divers aspects réticulés rayés ou ponctués que l'on connaît. Leur ensemble forme le Métaxylème.

CHAPITRE I.

TYPE PELTE

ÉTUDE DE LA FEUILLE DE CAPUCINE (TROPAEOLUM MAJUS L. *TROPEOLACEES).*

Dans sa « théorie de la feuille » qu'il considère comme un axe transformé, De Candolle (*loc. cit.*) décrit comme les plus primitifs les organes peltés. « Ils possèdent généralement un système libéro-ligneux circulaire *et ne se différencient des tiges que par la durée limitée de leur point de végétation* ».

En effet, le pétiole y est inséré, non pas sur le bord, mais sur un point plus ou moins excentrique du limbe d'où rayonnent les nervures principales. Par ailleurs, les portions symétriques qui correspondent aux nervures les plus divergentes en se soudant (plus exactement au cours de leur coalescence) ne sont pas dans le plan du limbe, mais font avec lui un angle plus ou moins aigu. En définitive, ces feuilles constituent des sortes de cornets plus ou moins largement évasés, dont la base tout au moins rappellerait l'organisation axiale de la tige.

Telles sont les feuilles de Nénuphar, d'Hydrocotyle ou de Capucine (*Tropaeolum Majus* L.) que nous avons choisie pour type, utilisant la vérité horticole naine.

Notation.

Dans le bourgeon, les feuilles successives (d'âge croissant) sont désignées par les lettres A, B, C, D, etc...

Leurs parties, droite ou gauche, représentent les régions symétriques de l'organe dressé, observé par sa face dorsale.

A l'état définitif, 9 nervures de 1er ordre, ou principales,

divergent du sommet du pétiole (leur correspondent autant de lobes de moins en moins saillants avec l'âge).

Nous les désignons de part et d'autre de la médiane (*M*) par le terme latéral (*L*) en spécifiant droite (*Dr*) ou gauche (*Gh*) ; leur place (rang), de l'axe à la périphérie étant indiquée par les chiffres *1, 2, 3, 4*. La même notation est adpotée pour le pétiole.

Les nervures de 2^{e} ordre sont désignées de la base au sommet par les lettres *a, b, c, d*, en spécifiant les côtés droit (*dr*) ou gauche (*gh*) et la nervure de 1er ordre sur laquelle elles sont insérées.

Au-delà, lorsque cette notation sera rendue impossible nous nous contenterons d'indiquer le n° d'ordre de la nervure.

Bien entendu, lorsque nous parlerons de point d'émission ou d'insertion, de parcours ou trajet d'une nervure, ces termes devront s'entendre dans un sens purement descriptif.

MORPHOGÉNÈSE.

Nous avons eu l'occasion d'affirmer que la différenciation de l'appareil conducteur est conditionnée par le développement des diverses parties correspondantes du limbe foliaire [**126**] et en avons donné même une démonstration expérimentale [**122**]. On appréciera donc l'importance des données d'organogénèse qui vont suivre.

Au sein des bourgeons, le primordium foliaire, simple mamelon, puis bourrelet en forme d'arc, se transforme bientôt en une lame étroite dont l'unique pointe correspond au lobe médian de la feuille. L'aspect de l'organe ainsi foliarisé est alors analogue à celui d'une jeune feuille pennée. Par la suite, les deux premiers lobes latéraux saillent à leur tour successivement et non simultanément. A la vérité, comme l'a démontré Steinheil [**138**], qui admet la morphogénèse simultanée des parties symétriques de la feuille, ce fait n'est pas le résultat d'une accélération unilatérale de développement ; il doit être attribué à un avortement partiel asymétrique consécutif à la compression exercée sur l'un des côtés de l'organe par les feuilles précédentes du bourgeon. Ce retard d'origine externe se maintient dans la morphogénèse des lobes suivants et il est même possible d'en retrouver les traces dans la feuille définitive.

Ce qu'il est important de noter, au cours du développement de l'organe, est moins cette asymétrie régressive que la nécessité d'arriver à la formation et à la concrescence des lobes les plus divergents pour constater que la feuille jusqu'alors typiquement palminerve, devient réellement peltée.

L'incontestable parenté qui relie les deux types de nervation a fait l'objet d'une démonstration depuis longtemps classique. La feuille peltée est une feuille palminerve dont la soudure des lobes les plus divergents ramène au centre du limbe le point d'insertion pétiolaire. Mais cette définition peut laisser supposer que ces deux structures sont différentes dès les premiers stades, ce qui n'est pas.

On peut avancer que la morphogénèse d'une feuille peltée passe successivement par les phases de lame allongée comme une feuille pennée ; puis de limbe palminerve pour devenir en dernière extrémité un organe typiquement pelté. Autrement dit, les « saillies » apparaissent les unes après les autres du centre vers la périphérie.

LA TRACHÉOGÉNÈSE. DU STADE PRIMORDIUM AUX ULTIMES PHASES DE LA CROISSANCE FOLIAIRE.

I. — FEUILLE UNILOBÉE (A).

Dans la lame unilobée (A_1, fig. I) qui présente la première manifestation de morphogénèse conductrice, l'ébauche de l'appareil conducteur vasculaire apparaît au point d'insertion pétiolaire sous la forme d'une trachée isolée.

Celle-ci, nettement différenciée en son milieu, est de plus en plus « floue » à ses extrémités progressivement estompées.

Assez souvent aussi ce sont deux demi-cellules trachéales d'une même file qui isolées constituent ce que nous avons appelé *le Point initial* (*i*), *c'est-à-dire le premier point nodal de différenciation ligneuse d'un cordon vasculaire.*

A partir de cette zone, la différenciation affecte les deux directions, basipète et basifuge. Elle est donc, comme nous l'avons énoncé, essentiellement nodifuge et ne progresse généralement pas de façon continue, mais par points nodaux, relais isolés, raccordés ensuite dans une région variable de l'entre-nœud par un processus de lignification toujours nodifuge.

En aval, c'est-à-dire vers la tige, un premier point nodal, relai inférieur (*Ri*), s'isole au niveau de la zone d'insertion de la feuille précédente où s'établit le raccord avec l'appareil conducteur sous-jacent.

La jonction entre le point nodal primordial et ce relai du cordon vasculaire s'effectue donc au long de l'entre-nœud séparant ces deux feuilles. Comme les vitesses de différenciation nodifuges de ces deux points ne peuvent être comparables du fait de leur ordre d'apparition, le raccord s'établit tout près de la base de l'entre-nœud.

Par la suite, et en direction basipète vers la racine, d'autres relais nodaux jalonnent progressivement le trajet du cordon conducteur (ou de l'élément *mixte* résultant de la fusion de plusieurs cordons). *Ils se raccordent dans des zones de plus en plus rapprochées du milieu de l'entre-nœud, sans toutefois jamais l'atteindre complètement.*

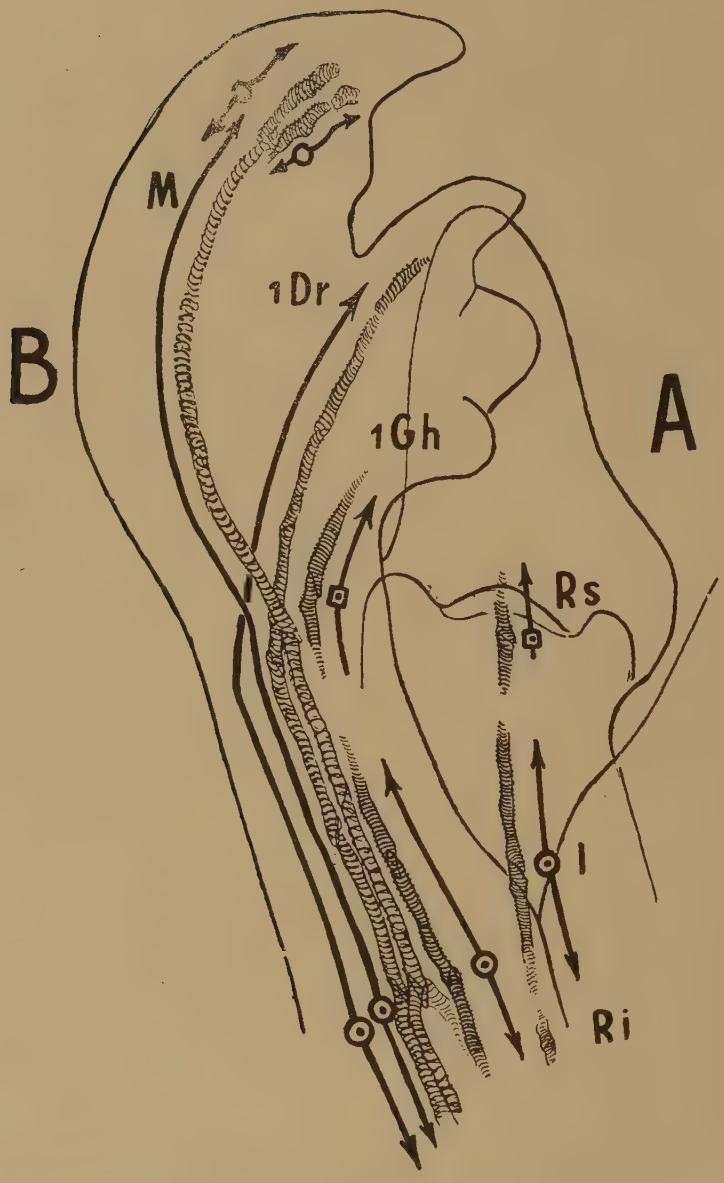

FIGURE 1.

Bourgeon terminal de Capucine.

A) Feuille unilobée (de face) : formation du cordon médian. I point initial, Rs : relai supérieur, Ri : relai inférieur.
B) Feuille trilobée (le cordon droit est plus évolué que I Gh).
Les points initiaux sont indiqués d'un cercle, les relais d'un carré.

Au-dessus, ou en amont, c'est-à-dire dans la feuille, un seul point nodal, relai supérieur (*Rs*), apparaît dans la région d'insertion du limbe sur le pétiole. Pour les mêmes raisons de formation et de différenciation prioritaire du point initial, la zone de raccord entre ces deux jalons du cordon se situe au sommet de l'entre-nœud pétiolaire.

Enfin, au-dessus de ce nœud relai baso-limbaire, l'extrémité du cordon vasculaire atteint assez lentement le sommet du lobe terminal.

Nous assistons donc ici à la formation d'un seul cordon conducteur qui, parcourant toute l'étendue de la lame foliaire, se raccorde dans la tige avec l'appareil sous-jacent. *A ce stade, l'organe représente bien une unité morphologique* (la languette unilobée) *à laquelle correspond un cordon vasculaire, unique file de vaisseaux dont le point de différenciation est le nœud baso-pétiolaire.* La position de l'unique cordon conducteur dans l'unique lobe médian concourt en premier lieu à la vérification du principe purement topographique énoncé par De Candolle « la direction de chaque faisceau de la feuille correspond à une pousse de tissu foliaire ».

Par ailleurs, il semble permis déjà d'émettre l'hypothèse que, du point de vue ontogénique, *l'organisation morphologique déclanche la formation du système conducteur correspondant* ; autrement dit, *la trachéogénèse est sous la dépendance de la morphogénèse.* Il s'ensuit logiquement que la suppression de la pousse de tissu foliaire devra inhiber la différenciation vasculaire correspondante.

La vérification expérimentale de ce postulat nous a été interdite, faute de moyens assez délicats pour amputer sélectivement la feuille de son lobe médian en cours de formation. Mais nous avons eu la chance, dans l'examen de nombreux bourgeons, de constater et interpréter les effets des déprédations locales fréquemment réalisées par les pucerons chez la Capucine.

Dans une préparation de bourgeons particulièrement lésés par ces insectes, la lame foliaire paraissait avoir été amputée récemment de son lobe médian en même temps d'ailleurs que de sa base latérale libre.

Néanmoins, il nous était possible d'observer le point nodal initial du cordon vasculaire correspondant au lobe terminal détruit.

Or, il est prouvé que l'ablation d'une région de tissu lim-

baire inhibe la morphogénèse conductrice correspondante [122]. Jodin en fit une première expérimentation en 1900 sur les feuilles composées [100]. Si, dans l'observation présente cette lésion s'est montrée inopérente, une seule explication doit être donnée : l'amputation a eu lieu trop tard, le stimulus avait eu le temps d'agir. Nous pouvons dès lors énoncer que *dès l'instant qu'une « pousse de tissu foliaire » est morphologiquement individualisée et même si elle est aussitôt supprimée, l'apparition du point initial de son cordon conducteur est inéluctable.* L'amputation n'est effectuée que si elle porte sur le méristème.

Enfin, à ce stade l'hypothèse de la complexité foliaire ne trouve pas encore sa vérification.

En résumé, la lame unilobée possédant un faisceau vasculaire unifile constitue incontestablement une entité dans laquelle unités morphologique et conductrice se correspondent.

II. — FEUILLE TRILOBÉE (B).

La figure 1 nous permet, sur la feuille suivante (*B*), d'observer une deuxième étape dans la morphogénèse vasculaire.

A ce stade l'organe est caractérisé, de part et d'autre du lobe terminal médian (*M*), *par la formation successive* de ses deux premiers lobes latéraux (ce sont les lobes I droit (*IDr*) et I gauche (*IGh*) auxquels doivent en principe correspondre les nervures de premier ordre I droit et I gauche).

1° Le cordon conducteur médian est désormais terminé et raccordé en aval avec le système vasculaire sous-jacent. Sa formation prioritaire comparativement aux cordons latéraux est révélée par le plus grand étirement de ses trachées, notamment dans la région inférieure de l'entrenœud pétiolaire. Enfin, il est à noter que cette unité conductrice n'est plus unifile en aval du point initial par suite de la différenciation récente d'une nouvelle trachée. Celle-ci s'accole après l'avoir rejoint à la partie basipète du cordon conducteur droit.

Le cordon vasculaire médian prend alors l'aspect d'un Y renversé et cette construction dernière semble déjà poser la question de sa valeur unitaire.

2° Au lobe latéral droit correspond un cordon conducteur unifile dont le point nodal initial situé encore dans la région baso-pétiolaire a évolué dans des conditions à peu près identiques à celles du lobe médian.

Toutefois, n'atteignant pas l'extrémité de la saillie en amont, il ne se raccorde pas davantage en aval avec l'appareil vasculaire sous-jacent.

Ici semble intervenir, en effet, la notion de raccord physiologique par contact plus ou moins intime (mais non anastomose) avec le premier cordon de la phylle et partant la possibilité du transport de la sève. Il s'ensuit que l'évolution de cette nouvelle unité vasculaire est imperceptiblement moins rapide (en aval tout au moins) que la précédente ; constatation que nous aurons l'occasion de vérifier abondamment par la suite.

3° Par ailleurs, l'étude de la différenciation du faisceau ligneux correspondant, apparemment du moins, au lobe latéral gauche présente le plus haut intérêt. On sait le retard

causé dans la morphogénèse de ce lobe par suite de sa compression dans le bourgeon. Deux points nodaux baso et apicopétiolaires y sont seuls différenciés. L'attribution de la qualité de point initial (prioritaire) s'avère ici plus délicate que précédemment. Les deux zones paraissent avoir des chances égales car leur apparition semble s'être opérée dans une période à peu près contemporaine. Toutefois, au nœud d'insertion du pétiole sur la tige, la différenciation nodifuge est légèrement plus avancée. *Nous sommes encore sans doute au niveau du point nodal intial, mais la presque concomitance de formation du point relai baso-limbaire* (et lorsque le système sera achevé, *la position de la zone de raccord à peine au-dessus du milieu de l'entrenœud pétiolaire*) *nous laisse soupçonner que les points nodaux initiaux des cordons conducteurs des lobes suivants devront apparaître désormais au sommet du pétiole.*

En un mot, la subordination basifuge des unités conductrices correspondant à la formation des lobes primaires successifs est désormais prévisible.

Bien plus, ces constatations prennent une importance capitale, car elles nous révèlent, si nous comparons dans le pétiole les cordons médian et latéral droit, l'existence entre leurs zones respectives de raccords interno aux (rM et rGh) d'une opposition dans le sens des différenciations, incompatibles avec la notion de l'individualité foliaire.

La feuille *B* du bourgeon possède donc à ce stade trois unités vasculaires unifiles indépendantes et plus ou moins évoluées.

La différenciation de ces unités conductrices suit le même rythme que la morphogénèse d'autant de lobes foliaires individualisés.

Effectivement, *au retard de la formation du lobe latéral gauche sur le droit, correspond un retard équivalent dans la différenciation ligneuse du cordon vasculaire gauche sur son homologue symétrique.* Ces faits, en constituant un autre argument non négligeable en faveur du principe topographique de De Candolle, prouvent irréfutablement que c'est bien la morphogénèse qui gouverne l'organogénèse conductrice.

Par ailleurs, l'individualité de chaque système conducteur nous autorise dès à présent à énoncer que dès ce stade la feuille est devenue un complexe dans lequel *chaque saillie morphologique possédant son faisceau peut être apparemment considérée comme une unité élémentaire.*

Ces conclusion sont en tous points conformes à celles de De Candolle lorsqu'il écrivait « *l'unité c'est la saillie et le faisceau correspondant* ».

Cependant cette manière de voir doit être modifiée lorsqu'on observe à l'apex du lobe médian l'évolution de l'extrémité supérieure de son cordon vasculaire. Une coupe transversale du sommet de la saillie y montrerait la présence de plusieurs vaisseaux nouveaux, alors que, sur tout son trajet limbaire, le xylème comprend une seule file d'éléments. En coupe longitudinale ces cellules vasculaires ont un type spécial. D'épaisseur et de longueur variables, à contours irréguliers, parfois presque ramifiées ce ne sont plus apparemment les vaisseaux de Henshaw [97] ou les trachées de Malpighi [112] ou de Duhamel, mais des trachéides décrites par Sanio [135] et dont Gwynne-Vaughan [95] prouvait le rôle conducteur au même titre que les vaisseaux. *Seul l'examen in situ par transparence nous permet d'affirmer que nous nous trouvons dans cette région en présence de la formation des points initiaux de trois cordons vasculaires nouveaux.*

Apparus de part et d'autre et à l'extrémité du faisceau unifile primitif *avec lequel ils sont en contact, mais non anastomosés,* leur différenciation est encore essentiellement nodifuge. En amont, les deux systèmes les plus évolués construisent d'autres grosses trachéides réservoirs, divergeant obliquement. En aval, et en direction basipète, *donc à l'inverse du sens de différenciation de la file trachéale primitive* contre laquelle ils s'appuient, les tours de spires lignifiées s'estompent progressivement. Enfin, entre ces deux systèmes un autre semble déjà s'ébaucher ce qui permet de prévoir leur subordination de la base au sommet.

Sommes-nous ici en mesure d'affirmer l'existence d'un nœud au sens où on l'entend couramment ? Pas nécessairement, mais il est incontestable que l'apex rapidement frappé de sénilité présente comme les nœuds tous les caractères d'une zone où la croissance est réduite. Son assimilation à une région nodale est donc permise. C'est donc en ce lieu que doivent débuter les différenciations (comme l'a démontré Baranetsky [1]).

La valeur de points nodaux initiaux est donc acquise de droit aux ébauches nodifuges de ces cordons vasculaires nouveaux.

Dès lors, si l'on considère seulement le tissu conducteur, le doute est désormais permis sur la qualité d'entité que nous avions jusqu'ici décernée au lobe médian. Effectivement, alors que la différenciation des éléments du cordon conducteur primitif est basifuge, le long de ce même cordon, les nouveaux éléments amorcent (au-dessous de leur point nodal primordial) un sens de lignification opposé. *Cette dualité nous interdit formellement de retenir le lobe lui-même comme une individualité.*

Il reste à connaître à quelle organisation morphogène, à quelle pousse de tissu limbaire, *ces unités conductrices correspondent.* Le lobe ne présente ni indentation, ni crénaux, ni saillies. Il faut donc admettre déjà les soudures ou les concrescences des éventuelles unités morphologiques.

De Candolle ne voyait pas autrement lorsqu'il énonçait « la considération de la structure interne des feuilles donne ainsi la clef de la théorie des soudures, en démontrant leur existence virtuelle là où aucune saillie apparente ne pouvait les faire supposer ». L'étude ontogénique de l'appareil vasculaire présente cette supériorité sur l'examen de la morphogénèse de permettre aisément la séparation des individualités constitutives élémentaires.

En définitive, si chacune des trois saillies morphologiques semble représenter primitivement autant d'unités élémentaires auxquelles correspondent trois cordons vasculaires indépendants, l'extrémité du lobe médian nous révèle dès ce stade une architecture complexe.

III. — FEUILLE HEPTALOBÉE (C).

Le degré d'évolution réalisé dans la feuille dont le schéma est donné ci-contre est tel que l'étude de son xylème nous révèle la presque totalité du secret de l'organisation ontogénique de la feuille normale (fig. 2).

Sur son côté droit les lobes 2 et 3 sont à peu près individualisés. A gauche, le lobe 3 est en formation. Un examen d'ensemble montre par ailleurs que le contour général tend à s'uniformiser et que la pointe des lobes médians ne saillit plus autant par rapport à celle de ses voisins immédiats.

Le système conducteur de cette feuille apparaît si complexe que nous devrons pour en aborder l'examen, adopter une gradation continue.

Nous y envisagerons successivement :

1° L'étude des nervures de 1er ordre.

2° L'étude des nervures de 2e ordre.

3° L'étude des nervures de 3e ordre.

1° *LES NERVURES DE PREMIER ORDRE.*

Nous avons précédemment étudié les stades primitifs d'évolution des trois premiers cordons conducteurs qui, correspondant au développement morphologique du lobe médian, et des saillies symétriques les moins divergentes, dessinent la première ébauche des nervures *M*, *I Dr* et *I Gh*.

Unifiles de bout en bout, excepté chez l'unité conductrice médiane (bisériée en aval de son point initial), ils conservent le même aspect que précédemment. On constate seulement leur prodigieux degré d'étirement. Nous n'y reviendrons pas et étudierons seulement ici l'ontogénèse des nervures 2 et 3 droites et gauches.

A. — La nervure latérale *2 Dr.*

Dans la partie droite du limbe, à la différenciation morphogène du lobe 2 correspond un cordon vasculaire dont le point initial semble se situer au sommet du pétiole et se

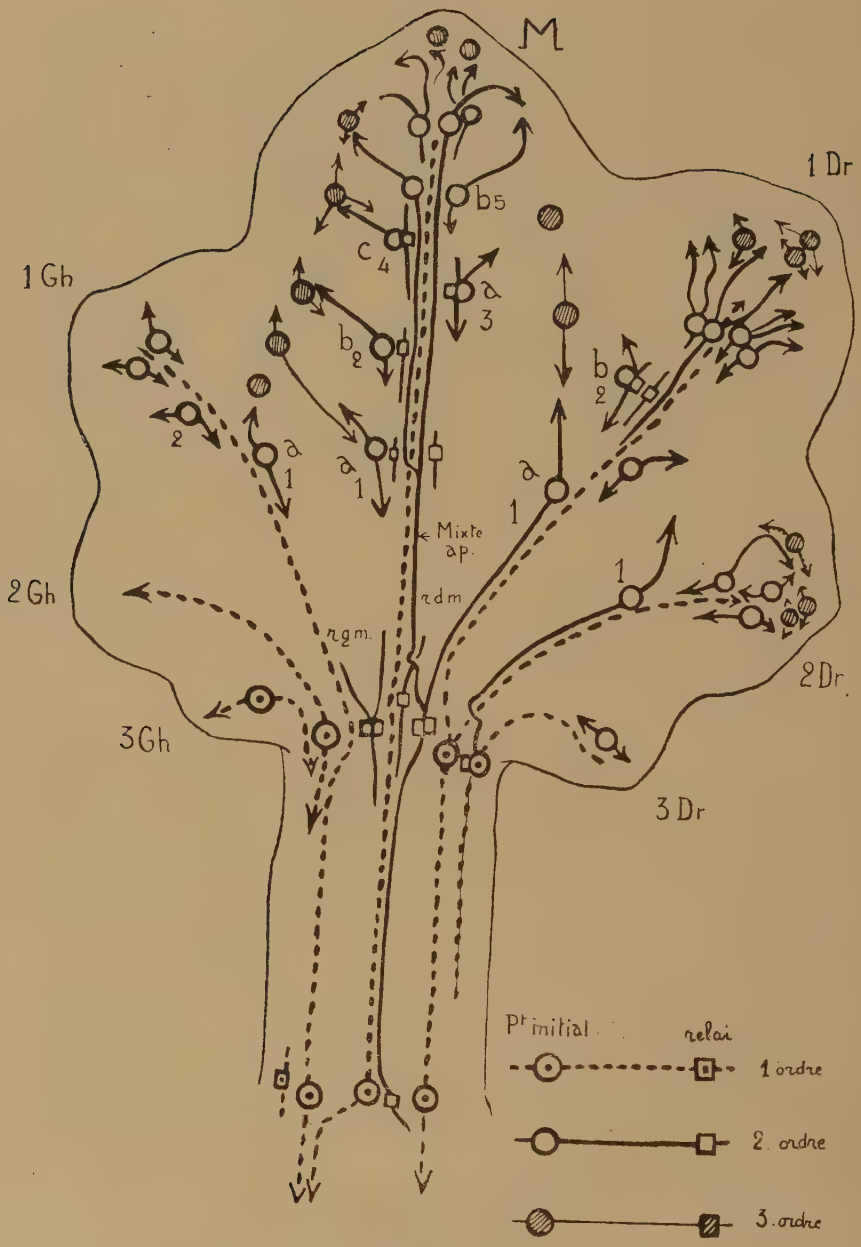

FIGURE 2.

Schéma de la subordination des cordons élémentaires dans une feuille heptalobée (C.).

Les deux parties du limbe ne sont pas rigoureusement symétriques. Morphogénèse et trachéogénèse sont plus évoluées à droite.

confondre par anastomose avec le point nodal relai supérieur apico-pétiolaire du cordon *I Dr* (1).

Une telle architecture, que nous rencontrerons très fréquemment dans les systèmes nodaux de deuxième ordre et où nous en étudierons alors en détail la genèse, sera désignée sous le nom de « *anastomose point initial-point relais* » (voir fig. 3).

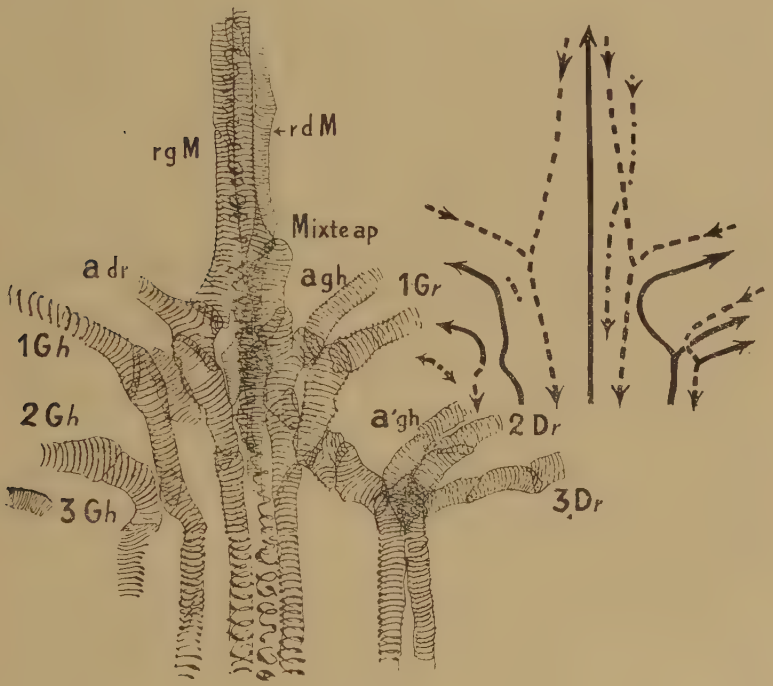

FIGURE 3.

Région anastomique baso-limbaire de la feuille C.

A gauche détail, à droite interprétation.
On remarque les anastomoses en Y entre deux cordons.

On conçoit qu'une telle fusion, dès les premiers stades, complique singulièrement la tâche du chercheur non prévenu. Elle est d'ailleurs assez rarement réalisée à cet étage. Doit-elle constituer un argument à l'encontre de ce que nous avancions en parlant de cordon conducteur autonome ? Nous verrons que non, et nous savons déjà qu'on ne peut avoir la

(1) Le point initial de ce cordon était, on s'en souvient, basopétiolaire.

prétention de retrouver dans la tige la somme des éléments vasculaires de chaque feuille. Une telle anastomose permet de supposer seulement que les deux cordons ainsi réunis (à ce niveau) sont approximativement du même âge, quoique de rangs différents. Nous avons prouvé que deux éléments peuvent s'anastomoser à la condition de se différencier strictement dans le même temps [125, p. 243]. En effet, si l'on observe la région apicale de leurs lobes respectifs, les formations de trachéides y ont à peu près la même importance et le long des cordons eux-mêmes les nervures de deuxième ordre sont au même stade d'évolution.

Dans tout le pétiole et au-dessous, le vaisseau ainsi constitué est mixte ou bivalent (première image de soudure basipète de deux cordons conducteurs voisins dans les étapes juvéniles de leur différenciation). Mais ces deux cordons sont toujours libres sur une partie de leur trajet où la différenciation est basifuge par rapport au végétal, c'est-à-dire au-dessus des points nodaux initiaux.

B. — La nervure *2 Gh.*

Le point initial de l'unité conductrice correspondant au lobe *2 Gh* est libre de toute fusion et indubitablement localisé dans la zone baso-limbaire. Dans sa différenciation nodifuge le cordon une fois achevé cheminera en aval le long du système conducteur propre au lobe *1 Gh.* Il est encore discontinu pour l'instant et, au point d'insertion de la feuille sur la tige, une trachée relai jalonne sa portion basipète.

Il est aisé de prévoir que le raccord entre relai inférieur et point initial s'opérera ici au-dessous du milieu de l'entrenœud pétiolaire. Dans ces conditions, comme la zone de jonction du relai supérieur et du point de départ du cordon *1 Gh* se situe au sommet de l'entrenœud, il existera ici au sein du faisceau, et on l'observe déjà en partie, une opposition dans les sens de différenciation, phénomène que nous savons désormais incompatible avec la notion de l'individualité foliaire.

C. — Les nervures *3 Dr* et *3 Gh.*

a) La morphogénèse du lobe droit le plus divergent est assez avancée comparativement à celle de son homologue symétrique. Aussi ne faut-il point s'étonner d'y trouver une

unité conductrice particulièrement développée. Le point nodal initial de ce cordon est apparemment situé au niveau de la région apico-pétiolaire, mais comme précédemment, ce point correspond à une anastomose en *Y* dont l'autre branche supérieure (en langage topographique) semble se diriger vers la nervure latérale (*L 2 Dr*) le long du « pointement trachéal » du faisceau. Cette anastomose se perçoit à droite de la figure 3.

En fait, nous sommes ici de nouveau en présence de la formation complexe que nous avons déjà appelée « anastomose *point initial et point relais* ». Effectivement, ce bloc anastomotique constitue bien en même temps le relai nodal inférieur d'un cordon vasculaire dont le point initial se localise latéralement contre le cordon conducteur primitif du lobe *2 Dr*, c'est-à-dire au point d'émission d'une nervure de deuxième ordre. Dans ces conditions, il faut admettre que les périodes d'apparition du cordon conducteur *3 Dr*, et de cette nervure de deuxième ordre (*à gh sur 2 Dr*, d'après notre notation), sont strictement concomitantes. En réalité, c'est seulement dans sa partie inférieure que le cordon vasculaire de deuxième ordre présente le même âge que l'unité conductrice propre au lobe *3 Dr*. Autrement dit, le long des nervures de premier ordre les plus anciennes, certains cordons conducteurs de deuxième ordre sont différenciés alors que les lobes de premier ordre les plus divergents ébauchent à peine leur système conducteur ou ne sont même pas morphologiquement décelables. Pour la deuxième fois à la base du limbe cette préparation nous offre l'exemple d'un vaisseau basipète bivalent *donc mixte* et commun à deux cordons conducteurs, différents cette fois-ci par leur ordre.

b) Sur la partie gauche, le cordon conducteur correspondant au lobe *3* (à peine indiqué par une faible saillie) présente son point initial *en plein limbe* dans une zone que nous n'aurions pas osé qualifier de nodale. C'est néanmoins là que la différenciation a débuté et que le dessin du vaisseau est particulièrement vigoureux. Ainsi paraît s'établir la notion de subordination à la fois basifuge et centrifuge même pour ces unités conductrices qui, correspondant aux lobes principaux de la feuille, forment cependant des nervures insérées en une même région apico-pétiolaire. Par la suite (il faut alors observer des feuilles dont le diamètre atteint 4 à

5 millimètres), cette notion sera presque systématiquement vérifiée avec la morphogénèse et la trachéogénèse concomitante des lobes *4 Dr* et *4 Gh*, les plus divergents.

Cependant dans certaines préparations où les très jeunes feuilles plus larges traduisent une croissance plus lente, le point initial du cordon conducteur du lobe *3 Gh* est encore apico-pétiolaire et nous retrouvons ce phénomène (plus rarement il est vrai) dans les lobes suivants. *Ces différences de comportement doivent leur origine aux variations de la rapidité du développement morphologique qui sont elles-mêmes conditionnées par l'habitat, chaleur, humidité, etc...*

Il faut donc admettre que, entre les divers points nodaux d'un cordon, la formation prioritaire de celui qui devient alors le point initial n'est pas exclusivement l'apanage de l'un d'entre eux. Elle est essentiellement conditionnée par la rapidité de croissance du tissu limbaire correspondant. Dans les organes où le développement est rapide, la première manifestation de différenciation nodale peut s'élever d'un étage, et, dès lors, s'isoler complètement de l'appareil conducteur ancien.

Ces observations confirment apparemment les données de Trécul lorsqu'il disait : (toujours soucieux malheureusement de sauvegarder la théorie de la ramification des faisceaux dans la feuille) que les premiers vaisseaux des nervures naissent de bas en haut si la croissance est lente, et de haut en bas si elle est rapide [**141, 142, 143**]. Nous pouvons préciser que ce sont les *étages nodaux qui, s'échelonnant indubitablement de la base au sommet et du centre vers la périphérie, sont affectés plus ou moins tôt suivant la vitesse de croissance morphogène de l'organe* (1), *et suivant la distribution topographique de cette croissance.*

Il apparaît enfin que l'on doit désormais mettre en doute la notion, jusqu'ici acceptée par nous comme inéluctable, de l'origine prioritaire nécessairement nodale d'un cordon conducteur.

Malgré l'avance que lui confère sur les entrenœuds, son plus faible degré d'étirement, et partant, la différenciation

(1) Il est toutefois à noter, que les observations de Trécul ne sauraient s'interpréter comme le résultat exclusif d'une simple variation dans l'affectation prioritaire de tel ou tel point (nodal ou non) d'un même cordon. Elles traduisent également la formation accélérée d'unités supérieures (apicales) avant même que les cordons sous-jacents de même rang aient terminé la leur.

plus rapide des éléments qui s'y trouvent, le nœud préformé le plus élevé peut, dans le trajet du cordon, n'être pas affecté initialement.

L'unité conductrice est susceptible de débuter au-dessus de lui par un point de départ supra-nodal.

Dès lors, on conçoit que la genèse des nervures de même ordre (mais non de même rang) qui s'insèrent à la base du limbe puissent concourir à vérifier la loi de subordination basifuge et centrifuge des unités élémentaires rentrant dans la constitution de la feuille.

Lésions asymétriques.

Nous ne saurions clore ce chapitre sur les nervures principales sans énoncer quelques résultats d'observation relatifs à la suppression accidentelle ou provoquée de lobes latéraux (seuls susceptibles d'une telle expérimentation). Ces lésions asymétriques ont toujours pour effet d'arrêter parallèlement la trachéogénèse.

Mais il se vérifie que dès l'ébauche de la morphogénèse, le tissu conducteur embryonnaire correspondant entre en différenciation, et est susceptible dès lors de poursuivre pendant un certain temps son évolution basipète, même s'il est procédé à l'amputation du méristème du lobe envisagé (fig. 4).

Autrement dit, *morphogénèse et trachéogénèse sont concomitantes, et le retard de la seconde sur la première ne traduit que la relative lenteur des phases antérieures à la lignification.*

Il n'en reste pas moins que la différenciation vasculaire est gouvernée par la différenciation morphologique.

Cette notion trouve sa confirmation dans le fait que (comme on peut le voir dans la fig. 4) les cordons de 2e ordre, qui auraient dû se former le long de la nervure de 1er ordre *2 Dr* si le lobe en question n'avait pas été supprimé, ne se différencient pas. *L'on ne perçoit jamais leurs éléments basipètes dans le pétiole ni au-dessous.*

Tout se passe comme si l'on avait supprimé la portion du mamelon initial qui, continuant les cloisonnements de l'œuf primordial, contenait en puissance les unités morphologiques de deuxième ordre.

Cette observation en s'opposant à la notion de la ramification basifuge du système conducteur, constitue un puis-

sant argument en faveur de l'hypothèse, déjà vérifiée par ailleurs, de la complexité foliaire.

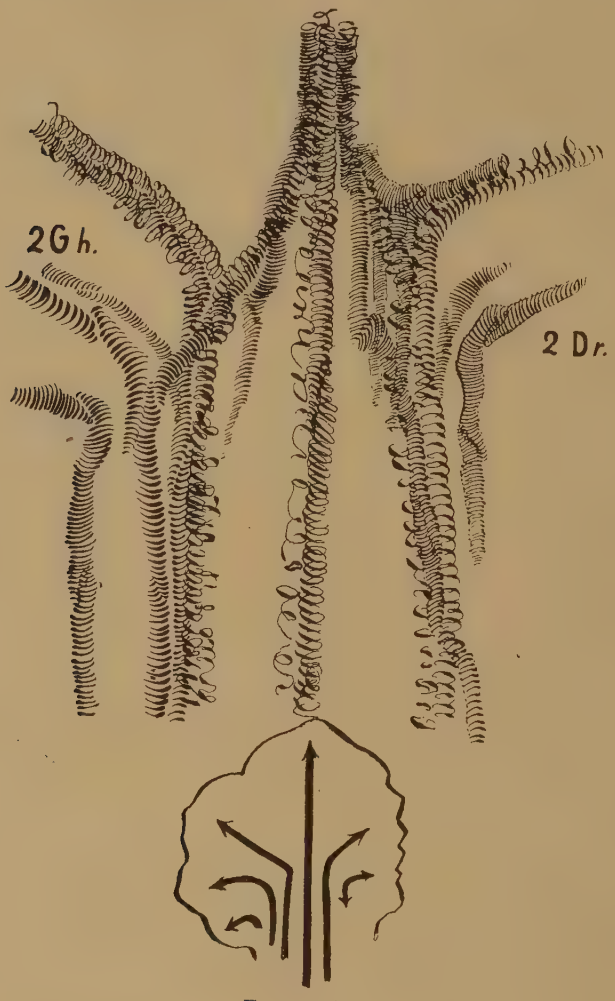

FIGURE 4.

Résultat d'une lésion asymétrique accidentelle.

Le développement du cordon 2 *Dr* est inhibé par suite de la suppression du tissu limbaire correspondant.

CONCLUSIONS RELATIVES AUX NERVURES DE PREMIER ORDRE.

Les premiers éléments conducteurs des feuilles ne proviennent pas d'un processus de ramification du système vasculaire des tiges :

1° *Dès l'origine la qualité d'unités conductrices élémentaires doit être décernée aux nervures de premier ordre.*

Leur indépendance se traduit non seulement par l'isolement des éléments qui les composent mais aussi dans les oppositions à un même niveau de leurs directions respectives de différenciation.

2° *La première unité formée est la médiane. Son point initial, base de départ de tout le système, apparaît dans la région baso-pétiolaire. A partir de cette zone, les différenciations sont nodifuges. En aval, elles affectent de proche en proche les nœuds sous-jacents de la tige. Le mécanisme de la jonction internodale de ces jalons primitifs, (qui aboutit à l'édification de la partie basipète du cordon conducteur), obéit au principe essentiel de différenciation nodifuge. En amont, le processus est identique, mais il ne s'y trouve guère qu'un seul relai apico-pétiolaire au-delà duquel la construction basifuge du cordon est continue jusqu'à l'extrémité du limbe.*

3° *Par la suite, dans la genèse des cordons vasculaires latéraux de plus en plus divergents, le point initial encore baso-pétiolaire chez les premiers, présente chez les suivants* **une tendance progressive à affecter l'étage nodal supérieur** (*baso-limbaire*). **Celui-ci pouvant être à son tour dépassé, le point initial affecte alors une région limbaire supra-nodale.**

4° *Les points initiaux de ces unités de même ordre, mais non de même rang, qui toutes divergent apparemment à partir du point baso-limbaire, se subordonnent en réalité à la fois du centre vers la périphérie et de la base au sommet de l'organe.*

5° *Par ailleurs, un cordon conducteur identique, suivant que son évolution est envisagée dans un organe dont la croissance est lente ou rapide, présente la même progression ascensionnelle de son point initial.*

6° *Ces deux catégories de faits démontrent à l'encontre de ce que l'on pourrait croire (pour les unités de 1^er^ ordre)* **que l'acquisition de la qualité de point initial prioritaire de toute différenciation vasculaire n'est pas exclusivement et d'une manière absolue l'apanage de l'un des points nodaux d'un même système.**

7° *En dehors de deux étages nodaux, baso et apico-pétiolaires, également susceptibles d'être affectés avec priorité suivant les modalités de croissance et le rang d'apparition,*

la base de départ d'un cordon de premier ordre n'est pas nécessairement nodale. Le nœud n'est donc pas l'origine obligatoire de la trachéogénèse, il s'avère seulement meilleur témoin de la différenciation ligneuse que les entrenœuds.

8° *Il est hors de doute que toutes ces unités conductrices correspondent au développement morphogène d'autant de lobes (véritables entités morphologiques) de moins en moins saillants, de moins en moins individualisés, au fur et à mesure que l'on s'éloigne du plan médian de la feuille.*

9° *Deux séries d'observations concourent à prouver que la morphogénèse gouverne indubitablement la trachéogénèse :*

a) ***Effectivement de part et d'autre de l'axe de l'organe, au retard unilatéral de différenciation morphogène, correspond un retard de même valeur dans la formation des éléments vasculaires.***

b) *Par ailleurs, la suppression expérimentale ou accidentelle de l'unité morphologique inhibe la trachéogénèse correspondante, à la condition toutefois que l'amputation ait été pratiquée aux tous premiers stades de la morphogénèse. Car dès l'instant qu'une pousse de tissu foliaire est morphologiquement individualisée, et même si elle est aussitôt supprimée, l'édification du point initial de son unité conductrice apparaît comme inéluctable.*

2° *LES NERVURES DE DEUXIÈME ORDRE.*

Sur les nervures principales médianes (*M*) et latérales (*L1, L2 Dr* et *L1 Gh*) de la feuille *C*, se présentent des nervures de 2e ordre ; il nous paraît logique, les considérant du point de vue ontogénique, de dire désormais que : le long de la partie basifuge de cordons conducteurs principaux (de 1er ordre), se sont différenciées de nouvelles unités conductrices d'un ordre plus élevé.

A. — Les nervures de deuxième ordre de part et d'autre de la médiane.

a) *Partie gauche.*

Examinons le processus de leur apparition le long et à gauche de la nervure médiane. Il en existe trois superposées

respectivement désignées de la base au sommet par les lettres *a*, *b*, *c* (fig. 2 et 5).

Au premier examen, il est clair que au-dessous de leur point initial (nodifuge) l'opposition du sens de leur différenciation (basipète) avec celui du cordon primitif très étiré de premier ordre (basifuge) nous autorise à reconnaître à ces nervures la qualité d'unités distinctes. Mais ici la correspondance morphologique de ces éléments conducteurs ne se traduit pas comme précédemment par une lobulation qui modifie nettement le contour du limbe. Les éventuelles unités morphologiques qui gouvernent la formation de ces unités conductrices ne sont plus désormais, comme celles-ci, distinctes. Il faut admettre l'hypothèse de leur soudure ou plus exactement de leur concrescence. La morphogénèse ne nous est plus d'aucun secours.

L'étude descriptive (fig. 5) du cordon le plus inférieur (*a*) montre deux cellules en tout et pour tout. Son point initial paraît se situer au niveau de la cloison oblique qui les sépare et légèrement au-dessous. A partir de ce point la différenciation nodifuge s'est opérée en amont où elle ne semble pas devoir dépasser la longueur de l'élément, et en aval où par contre elle se poursuit encore comme en témoigne la disparition progressive des tours de spires.

Ce qu'il importe de noter ici est la faible importance du cordon vasculaire, et par ailleurs, la présence de deux trachées consécutives, plus récentes (donc non anastomosées) mais en partie superposées par rapport à l'élément basifuge de l'unité conductrice *a* :

Ces cellules vasculaires, en provenance d'un cordon conducteur de troisième ordre présentent dans leur différenciation une direction basipète qui s'oppose en ce point à celle de la trachée du cordon de deuxième ordre. Nous verrons plus loin que c'est la formation de ce système conducteur de troisième ordre qui retarde partiellement l'évolution normale de celui de second ordre. Par ailleurs, en « surimpression » une trachée à peine visible, présentant les premières phases d'épaississement cellulosique de sa membrane, s'isole dans l'axe de la nervure médiane et contre elle. Nous verrons qu'elle constitue le relai nodal singulièrement récent d'un système dont le point initial est localisé plus haut.

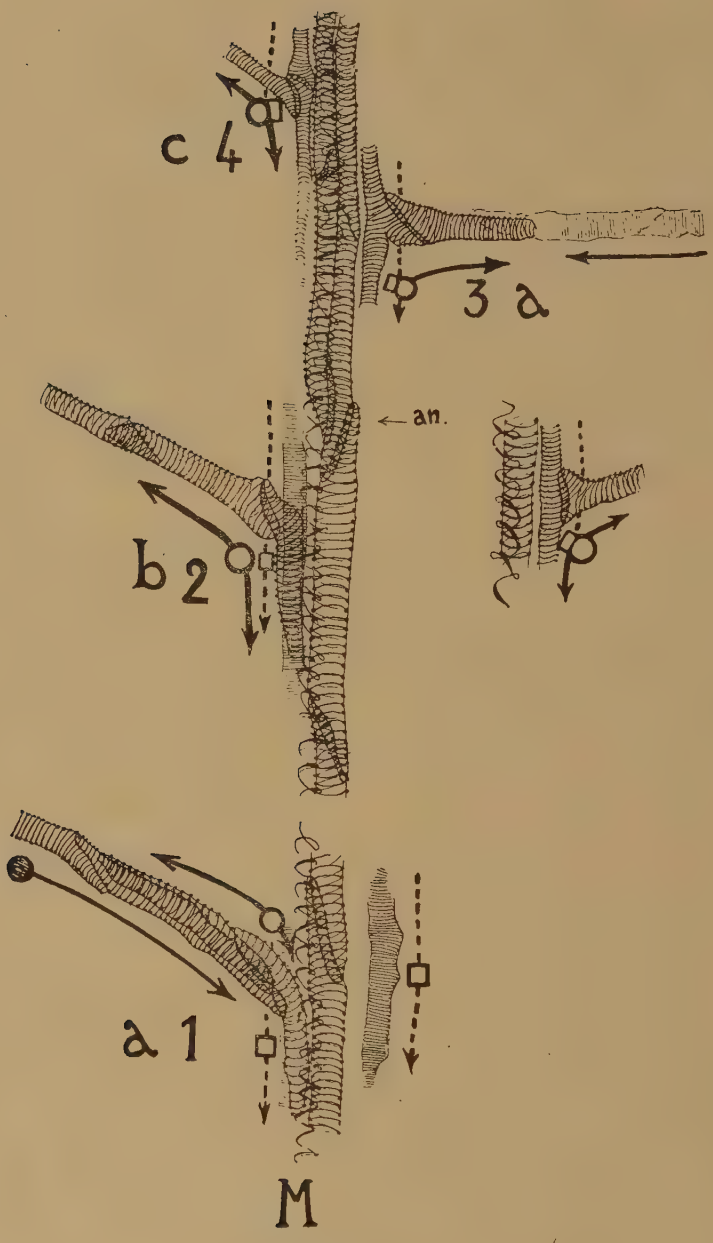

FIGURE 5.

Détail de la trachéogénèse des cordons de 2e ordre formés sur le cordon primaire médian.

On remarque la progression basipète des relais nodaux et la possibilité de leur fusion avec un point initial isochrone (c 4).

Le cordon vasculaire inséré en *b* évolue normalement, c'est-à-dire avec une différenciation intensément poussée en amont et beaucoup moins en aval. Nous avons déjà expliqué ce dernier phénomène par la notion de raccord physiologique qui permettait par osmose la conduction basifuge de la sève. Dans un plan différent cette région nodale présente de nouveau une trachée relai plus nette que celle décrite au-dessous.

En *a* et en *b* (aux étages *1* et *2*) nous sommes en présence de points initiaux doublés de relais.

A l'étage supérieur (en *4*) par contre, trois éléments dessinent un *Y* au niveau du nœud. En effet, une cellule vasculaire se différencie en amont, le long de la nervure médiane. Alors que le reste de la construction s'interprète comme faisant partie du cordon conducteur *c* en qualité de point initial, quelle valeur peut-on donner à cette cellule supérieure basifuge ?

Une seule interprétation s'impose ; nous sommes ici en présence d'une architecture combinant un point initial et un relai différenciés strictement dans le même temps. C'est ce que nous avons eu déjà l'occasion de nommer : « anastomose point initial et point relai ».

La figure 5 nous offre d'ailleurs deux autres types de cette combinaison : édifice à une seule cellule en *Y* à droite et en haut, (étage *3*), et construction à 2 cellules à droite (isolément).

Mais ce même dessin donne la possibilité d'un intérêt autrement plus important de saisir *le passage progressif entre l'architecture où points initiaux et relais d'âges très différents sont séparés* (en *1*), *celle où leur période de différenciation bien que très voisine ne permet pas encore leur combinaison* (en *2*), *puis enfin la réalisation de leur fusion* (en *4*).

Si l'on considère les époques successives de différenciation des cordons vasculaires de 2e ordre, on constate qu'ils sont de plus en plus récents en allant de bas en haut (de *a* vers *c*, fig. 2 et 5). *Par contre si l'on s'adresse aux relais, dont on constate la présence à chacun de ces étages, leur apparition successive se produit en sens inverse, donc de haut en bas.*

Effectivement, dans la région nodale apico-pétiolaire, ne se différencie encore aucun relai susceptible d'être attribué aux cordons conducteurs apicaux (supérieurs à *c* ; fig. 2 et 5) ; on y voit par contre un relai (bivalent, fig. 2 et 3) qui jalonne

le trajet du cordon conducteur *a* sur *M*, en même temps que celui du cordon conducteur de 2e ordre (*a* sur *1 Gh*), situé sur la nervure latérale gauche *1* (fig. 2).

Ici se vérifie donc cette notion que nous avions énoncée à propos du système conducteur de la tige, à savoir qu'au-dessous du point initial, la différenciation du cordon conducteur procède par étapes nodales reliées ensuite par jonction internodale.

Ces relais ne sont pas pour l'instant raccordés mais il est aisé de prévoir que la zone de jonction entre ces différents points à partir desquels la différenciation est classiquement nodifuge ne peut avoir la même position dans les entrenœuds successifs. Entre c et b elle se situera dans le 1/4 inférieur, elle atteindra le 1/3 inférieur entre b et a.

Ces observations se révèleront d'une importance capitale pour la recherche des unités conductrices élémentaires au sein d'un même faisceau.

b) ***Partie droite.***

A droite de la nervure médiane (la région apicale à trachéides mise à part) ne se détache qu'un unique cordon vasculaire de deuxième ordre (*a dr* à l'étage *3*, fig. 2 et 5).

Son « point d'insertion » offre un nouvel exemple d'une architecture combinant le point initial avec un relai qui dans le cas présent appartient à un groupe de cordons apicaux à trachéides ayant fusionné leurs éléments basipètes.

Il est particulièrement intéressant de suivre de haut en bas l'apparition progressive de ces jalons nodaux polyvalents. On en localise un premier au niveau de l'étage *1* sous forme d'une trachée très nette (mieux différenciée que le relai symétrique, à gauche de la nervure médiane). On en distingue un second plus estompé, donc plus récent, dans la région baso-limbaire (*r d M*, fig. 2 et 3).

On est surpris de n'en pas rencontrer à l'étage *2*.

Doit-on déclarer l'existence probable d'un hiatus dans la formation successive des relais basipètes ? Il semble bien que non ! car, en comparant les degrés de différenciation des trois relais existants, on constate avec évidence leur apparition successive et régulière de haut en bas.

Il faut donc admettre que le système est aussi complet que

sur le côté gauche de la nervure, mais il ne se trouve pas construit d'après le même plan. Ceci nous révèle que les régions nodales de 2e ordre ne se correspondent pas obligatoirement de part et d'autre d'une nervure de premier ordre.

Cette constatation prend une importance insoupçonnée dans la démonstration de l'hétérogénéité constitutive du limbe. Car l'indépendance relative dont jouissent les parties symétriques a pour origine l'autonomie incontestable des unités élémentaires qui les composent.

Par ailleurs, si l'on compare l'ontogénèse conductrice, de part et d'autre de la nervure médiane, le cordon vasculaire *a dr* peut être approximativement considéré comme le symétrique de *c gh*.

On est étonné de ne pas trouver au-dessous de lui les homologues de *a* et *b* ni le moindre indice de leur base de départ aux étages *1* et *2*.

Néanmoins, de telles nervures existent dans les feuilles adultes. Il faut donc supposer qu'elles apparaissent subséquemment.

Du point de vue topographique, ce fait non signalé à notre connaissance, est à rapprocher de la formation tardive chez une feuille pennée de nouvelles nervures latérales intercalées entre les premières formées.

Il semble donc que toutes les unités conductrices de même ordre, ne se subordonnent pas nécessairement de la base au sommet.

Ce phénomène mérite ici une explication et celle-ci doit être recherchée dans la morphogénèse.

En effet, nous savons que la partie droite et libre de la feuille est en avance sur le développement de la région gauche à peine libérée de la compression gemmaire. Il serait logique de penser que cette zone droite fut en conséquence plus richement vascularisée par des nervures de 2e ordre insérées à la droite de la médiane. Or, on constate le contraire.

En réalité, cette portion de tissu limbaire est convenablement, mais exclusivement, irriguée par un cordon conducteur de 2e ordre (*a gh* sur *1 Dr*) inséré sur la face supérieure de la nervure latérale droite la moins divergente, et par une unité de 3e ordre lui faisant suite (fig. 2).

En comparant à ce point de vue des échantillons d'âge

identique, 65 p. 100 des feuilles examinées étaient construites sur ce type. Chez les autres, par contre, l'innervation de cette région internervulaire était encore réalisée par un cordon conducteur toujours unique, mais celui-ci s'insérait sur le trajet inférieur de la nervure médiane.

Nous insistons tout particulièrement sur le fait qu'une seule unité conductrice se différencie tout d'abord dans ce triangle.

Le système vasculaire de la région en question « s'insère » donc tantôt sur la nervure médiane, tantôt sur la nervure latérale droite mais jamais, tout au moins dans les premiers stades, ces deux cordons vasculaires ne paraissent coexister. Nous attachons à ce phénomène une importance capitale car *tout se passe comme si la formation prioritaire du point nodal initial d'un cordon conducteur de 2e ordre, contre l'une des deux nervures principales, inhibait ou retardait notablement la trachéogénèse de même ordre contre l'autre nervure.*

Quelle raison peut-on invoquer pour expliquer ce processus, sinon le principe de la concomitance entre le développement morphogène et l'édification de l'appareil conducteur correspondant ? Dans le cas présent, une pousse de tissu limbaire à laquelle nous donnons théoriquement la valeur unitaire a gouverné la différenciation d'une seule unité conductrice. Il reste à savoir pourquoi son point initial est localisé tantôt sur la nervure médiane, tantôt sur la nervure latérale droite, jamais sur les deux à la fois. Nous serons plus loin en mesure d'y répondre.

Pour l'instant ceci vérifie qu'il n'est rien de préétabli dans le rang d'apparition de chaque nervure et que toute feuille possède en quelque sorte un plan constructif individuel par suite de la relative indépendance des unités élémentaires qui rentrent dans sa constitution.

B. — Les nervures de deuxième ordre insérées sur les nervures latérales principales.

D'un rapide examen d'ensemble (fig. 2), il apparaît que les cordons de deuxième ordre se répartissent le long de chaque nervure principale latérale, d'abord sur sa face supérieure (celle qui, par rapport à l'observateur, regarde le sommet de la feuille), ensuite sur sa face inférieure.

Du point de vue évolution, l'étude de celles-ci ne nous

apprendra rien que nous ne connaissions, mais deux d'entre celles-là, sont particulièrement développées.

Dans la plus ancienne des nervures de deuxième ordre l'unique cordon conducteur, qui la constitue à ce stade, différencie son point initial à peu près à mi-hauteur, et sur la gauche, de la première nervure latérale droite. Il s'agit d'après notre notation de *a Gh* sur *1 Dr*. En amont, son évolution basifuge est assez rapidement freinée par la naissance d'un système de 3e ordre. Par contre, en aval, son point relai raccordé se combine au niveau de la région baso-limbaire avec le point relai également raccordé d'un vaisseau qui, nous l'apprendrons plus loin, résulte de la coalescence de plusieurs cordons vasculaires apicaux à trachéides (*mixte a p*, fig. 3). Cette fusion, qui suppose des éléments d'âge identique, forme une anastomose en *Y* sur laquelle nous reviendrons.

Symétriquement sur la partie gauche de la feuille on retrouve une formation semblable (*a dr* sur *1 Gh*) mais à un plus jeune stade d'évolution. Son relai baso-limbaire se combine avec le relai du cordon *a gh* sur *M* pour donner un édifice en *Y* encore isolé.

Au sein du lobe *2 dr* une nervure de second ordre s'insère également le long et sur la gauche de la nervure de 1er ordre, mais on n'en retrouve pas la symétrique dans la partie gauche.

Nous avons vu précédemment que particulièrement développé, l'unique cordon conducteur continu qui la constitue naît d'un point initial situé dans le tiers supérieur de la partie basifuge du cordon *2 Dr* et contre celle-ci. Au nœud apico-pétiolaire, son premier point nodal inférieur se fusionne avec le point initial du cordon conducteur de 1er ordre *3 Dr*, pour donner une nouvelle construction combinant un point initial et un relai anastomosés (1).

Par ailleurs, en dehors de ces importants cordons conducteurs de 2e ordre, d'autres s'ébauchent au-dessus par des points initiaux échelonnés progressivement de la base au sommet de la nervure principale. Le retard constaté dans leur apparition à mesure que l'on s'adresse aux lobes les plus divergents, tient à la morphogénèse plus récente de ceux-ci. Le même phénomène parvient aux mêmes résultats

(1) Bien que le cordon conducteur soit achevé, il est aisé de distinguer son point initial de son point de relai par la plus grande netteté de sa lignification.

entre 2 lobes de même rang comparés dans les parties symétriques de la feuille (il n'existe pas de cordon de 2e ordre dans le lobe *2 Gh*, moins différencié morphologiquement que son homologue *2 Dr*).

Il semble assez difficile d'expliquer pourquoi l'espace internervulaire est dans son sinus basal systématiquement irrigué dans les premiers stades par des cordons de 2e ordre nés sur la face supérieure de la nervure latérale la plus divergente.

Effectivement, il est établi que unilatéralement un lobe de rang *n* présente un stade de développement morphogène plus avancé que le lobe de rang *n* + *1*, celui-ci plus que le lobe *n* + *2* et ainsi de suite. Dans ces conditions, nous étions en droit de nous attendre à voir, dans l'intervalle séparant deux lobes contigus, la morphogénèse conductrice s'ébaucher de préférence contre la nervure du lobe le plus évolué. Et c'est encore le contraire que l'on constate. Ces faits sont à rapprocher des observations précitées à propos de l'innervation de la région internervulaire droite comprise entre *M* et *1 Dr*. Mais ici l'étude de nombreuses feuilles isochrones ne laisse place à aucune exception. Les espaces internervulaires les plus éloignés, qu'ils soient situés dans la partie droite ou gauche du limbe, sont dans leur premier stade exclusivement irrigués par un cordon de 2e ordre inséré sur la face supérieure de la nervure la plus divergente.

Nous sommes en mesure d'en donner une interprétation générale.

Considérons l'espace internervulaire compris entre *M* et *1 Dr* et son homologue gauche. A droite la croissance du lobe *1 Dr* est active, à gauche le développement du lobe *1 Gh* est réduit. A droite l'innervation est assurée par une « émanation » de *1 Dr* ; à gauche par une « émanation » de *M*. *On peut en déduire que le développement morphogène de la partie supérieure gauche du lobe 1 Dr est plus rapide que celui de la moitié droite du lobe médian* (1). *Il en résulte une croissance des unités morphologiques secondaires (éventuelles) plus rapide sur la partie gauche de 1 Dr qu'à droite de M. Ceci se traduit par une trachéogénèse concomitante qui fait apparaître un point initial de 2e ordre contre la nervure 1 Dr.*

Il reste à expliquer pourquoi la première unité vasculaire

(1) De Candolle nous révèle en effet, dans la Capucine, les saillies latérales (lobes divergents) se développent rapidement tandis que se ralentit la morphogénèse de « la saillie primordiale » (lobe médian) (p. 52).

ainsi formée inhibe ou retarde la croissance de celle qui lui fait vis-à-vis. On nous permettra une comparaison fictive.

Imaginons, non plus une feuille entière, mais un limbe palmatilobé tel que les folioles fusiformes quoique libres y soient intimement jointives par leurs bords. Le développement unilatéral de l'une d'elles gênera la croissance de la face de la foliole voisine qui lui est opposée et en conséquence la formation de son appareil conducteur.

Sur le côté gauche entre *M* et *1 Gh*, l'on constate le phénomène inverse ; il faut admettre que le développement de la partie gauche du lobe médian n'est pas gênée par la morphogénèse de la région droite du lobe *1 Gh*. Effectivement ce lobe est tardivement dégagé de la compression gemmaire. *Ce retard a permis la croissance des unités de 2e ordre, sur la face gauche de M.*

Examinons les espaces internervulaires de plus en plus divergents.

Entre les nervures *1 Dr* et *2 Dr* par exemple, la constatation de la formation prioritaire d'une unité conductrice de 2e ordre sur la face gauche de *2 Dr* nous oblige à admettre que la partie gauche du lobe *2 Dr* se développe plus rapidement que la région droite du lobe de rang supérieur dont elle gêne l'évolution normale.

En résumé, il apparaît *que ces modalités sont exclusivement conditionnées par une lutte des unités élémentaires voisines* (ou d'un groupe d'entre elles) *pour leur espace vital ; et l'acquisition de celui-ci s'avère comme le résultat d'une compétition de vitesse dans leur croissance respective* (1).

C. — Les formations trachéidales de la région apico-lobaire.

A l'extrémité de chacun des lobes, exception faite pour les deux saillies gauches les plus divergentes, le système conducteur est constitué, non plus de vaisseaux, mais de trachéides.

(1) La démonstration expérimentale de cette affirmation peut être donnée à propos du lobe médian. Lorsque la croissance d'un limbe est forcée (en serre chaude et humide), un temps d'arrêt marque le déclanchement de la morphogénèse entre 2 lobes consécutifs. Dans le lobe médian, les parties basales droite et gauche se développent librement, les cordons de 2e ordre s'insèrent symétriquement de part et d'autre de la nervure médiane.

Si le développement est lent (dans une enceinte sèche et froide) on constate une accélération dans la morphogénèse des unités successives qui se traduit par l'asymétrie décrite à propos des nervures secondaires basales du lobe médian.

Nous en avons vu apparaître les premiers éléments à la pointe du lobe médian, alors que le système conducteur limbaire était réduit à 3 nervures et avions assimilié leur nature à celle de cordons conducteurs typiques procédant par différenciation nodifuge à partir d'un véritable point initial nodal.

Au premier examen, il est clair que l'on se trouve ici en présence de cordons vasculaires de 2e ordre, mais leur degré

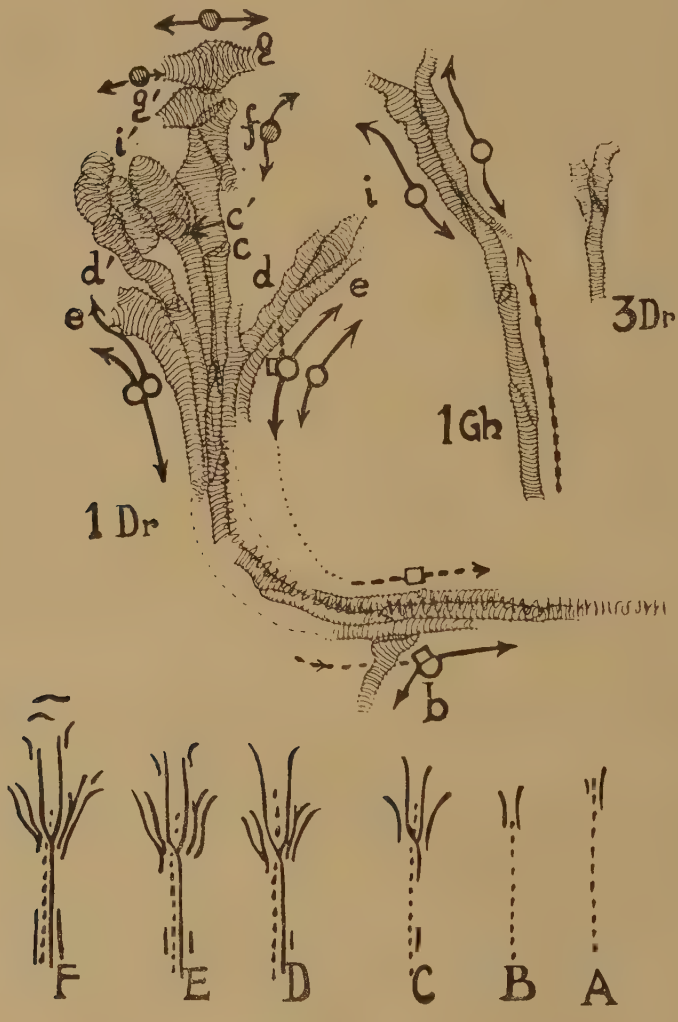

FIGURE 6.

Phases initiales de la trachéogénèse apico-lobaire, et formation d'unités vasculaires trachéidales.

de condensation apparaît prodigieux notamment dans la saillie médiane.

Leur étude dans les divers lobes d'âge croissant offre les possibilités d'en interpréter les phases successives.

C'est ainsi qu'à l'extrémité du cordon conducteur unifile constituant la pointe de la nervure droite la plus divergente (*3 Dr*) un seul cordon conducteur à trachéides amorce sa différenciation (fig. 6). Dans le lobe latéral *1* à gauche deux éléments encore assez allongés, mais déjà déformés, constituent les deux points initiaux de deux cordons vasculaires de trachéides (fig. 6 au milieu).

Le lobe droit symétrique (fig. 6 à gauche) présente une image apparemment plus compliquée. En son centre les deux cordons conducteurs les plus anciens *c* et *c'*, se différencient après anastomose en aval de leur point nodal initial, en une unique trachée dont on peut suivre encore la différenciation basipète légèrement au-dessous du « point d'émission » de la nervure de deuxième ordre à trachées normales *b*.

La fusion de ces deux cordons s'opère légèrement au-dessous de leurs poins initiaux, en aval, donc dans une région où les deux cordons présentent déjà par rapport à l'organe un processus de trachéogénèse basipète. En amont, chacun des 2 systèmes s'allonge par un processus nodifuge en différenciant de nouvelles cellules vasculaires basifuges dont les formes et dimensions sont de plus en plus irrégulières. *Il s'agit bien de cordons conducteurs apicaux mais leurs éléments sollicités par l'accroissement multi-polaire de la région deviennent des trachéides.*

Surmontant le cordon *c* une cellule en chausson *f* (terminologie adoptée par NATHAN, pour désigner un élément tripole [120]) correspond sans doute au point initial d'une nouvelle unité conductrice dont on perçoit le relai inférieur combiné avec le point initial du cordon *d*. Enfin, à l'extrême pointe et sur un plan différent, deux trachéides renflées en leur milieu, amincies aux extrémités, s'orientent perpendiculairement. Nous estimons qu'elles représentent peut-être les ébauches initiales d'unités de troisième ordre telles que nous les verrons apparaître dans les régions marginales sous-jacentes.

De part et d'autre des systèmes *c* et *c'* et dans la région de leurs points initiaux, d'autres cordons se sont également formés *par paires :* ce sont *d* et *d'* d'abord, puis *e* et *e'* plus

divergents et plus récents. A gauche une anastomose des parties basipètes de *d'* et *e'* semble se dessiner et le relai dont on constate la présence au nœud inférieur (où il se combine avec le point initial du cordon *b*) représente donc un vaisseau bivalent. Il en est sans doute de même à droite où *d* et *e*, de même âge, sont susceptibles en principe de s'anastomoser pour continuer leur différenciation par un unique élément basipète jalonné momentanément par un relai de même étage.

Ces figures (point initial et point relai) sont tout aussi explicites que dans les cordons à éléments normaux. Par ailleurs, si la concomitance de deux cordons peut se traduire, ce qui est nouveau, par leur fusion basipète au-dessous de leurs points initiaux, on aperçoit aussi la construction en *Y* réalisant la combinaison du point relai et du point initial. Quelques éléments sont néanmoins assez difficiles à interpréter notamment les cellules *i* et *i'* coincées respectivement entre *e* et *d* et entre *c'* et *d'*. Nous ne pouvons annoncer leur différenciation nodifuge et rien ne nous autorise pour le moment à en faire les points initiaux de cordons nouveaux.

En définitive, la trachéogénèse de la zone apicale du lobe latéral droit peut se résumer ainsi :

1° Les cordons conducteurs *c* et *c'*, demeurés dans le prolongement de la nervure, constituent indubitablement la première étape de la morphogénèse conductrice trachéidale (fig. 6, A et B).

2° De part et d'autre naissent à peu près à même hauteur les points initiaux des cordons *d* et *d'* et presque aussitôt des unités *e* et *e'* (fig. 6, C et D). Il semble ici que la règle de subordination basifuge soit mise en défaut.

3° Cependant, par la suite, se différencie le cordon conducteur *f* dont une cellule trigone représente le point initial et il est très probable que symétriquement l'élément *i'* situé à l'apex du cordon *c'* représente également une cellule trigone (orientée de face) initiale d'une unité vasculaire de même rang que *f* (fig. 6, E).

4° Enfin, à l'extrême pointe du lobe dont l'accroissement est terminé, nous assistons en *g* et *g'* à la formation des points initiaux de deux cordons conducteurs transverses de 3e ordre (fig. 6, F).

Nous n'entreprendrons pas de décrire en détail la plage de trachéides du système vasculaire apico-limbaire du lobe médian. Bien que son degré d'évolution définitif soit à peu près atteint, il est encore possible d'y identifier des cordons élémentaires (fig. 7). Les plus anciens *a* et *a'* fusionnent approximativement au niveau de l'étage *2* leurs éléments basipètes en un vaisseau bivalent, que l'on peut suivre de bout en bout de la feuille. Nous avons décrit au niveau de la

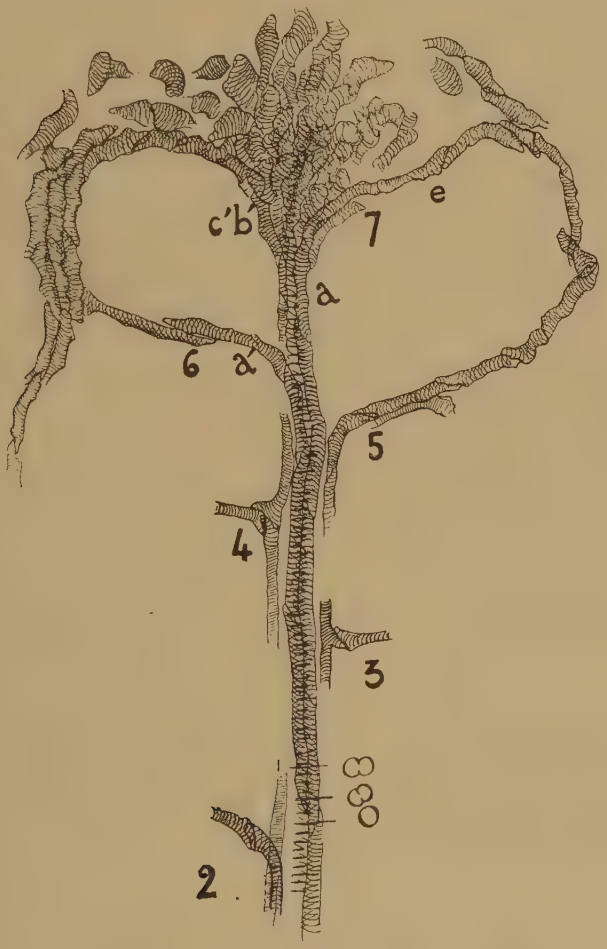

FIGURE 7.

Systèmes trachéidaux à l'apex du lobe médian.

De bas en haut, on observe le passage des cordons à trachées normales aux unités vasculaires à trachéides.

région baso-limbaire l'anastomose en *Y* qu'il donne avec le point relai de la 1re nervure de 2e ordre du lobe latéral droit *1*.

Au-dessus du cordon conducteur *a'*, les unités *c'* et *b'* méritent une mention spéciale : fusionnés très près de leurs points initiaux (concomitants) en une trachée bivalente, ils poursuivent en aval leur différenciation nodifuge par étapes nodales progressives. La plus voisine, à l'étage *4* se combine avec le point initial d'une unité de 2e ordre à éléments normaux, différenciée dans le même temps. A l'étage *2*, relai et point initial sont superposés. Enfin, à l'étage *1* le relai aux tous premiers stades de lignification se détache en une délicate surimpression (fig. 5). Au niveau du nœud inférieur (dans la région apico-pétiolaire) le relai suivant n'est pas encore formé.

Dans l'intervalle formé par la divergence de *c'* et *b'* à gauche et *a* à droite, s'installe une file d'éléments polymorphes orientés en tous sens. Il devient impossible d'assigner à tel ou tel d'entre eux la qualité de point initial d'un cordon vasculaire, mais il est probable que cette zone correspond à une condensation prodigieuse d'unités à peine ébauchées et très peu évoluées.

La figure 7 nous présente en outre à l'étage *5* une nervure de deuxième ordre dont les éléments offrent des caractères intermédiaires entre les vaisseaux normaux et les trachéides. Son degré d'étirement nous permet d'affirmer que l'époque de son apparition est postérieure par rapport à celle des unités trachéidales *a* et *a'*, mais légèrement antérieure en regard de celles de *c'* et *b'* et par conséquent de la nervure symétrique insérée à l'étage *4*.

Effectivement, son cordon conducteur poursuit, en aval du point initial, sa différenciation basipète par relais successifs échelonnés à l'étage *3* (où relai et point initial se combinent en une construction en *Y*), à l'étage *1* où le relai est isolé et particulièrement visible (fig. 5) et enfin au nœud apico-pétiolaire (fig. 2 et 3).

Comme on le voit les zones apicales à trachéides doivent s'interpréter comme le résultat d'une condensation étonnante de cordons conducteurs à évolution typique. La concomitance de leur apparition permet des combinaisons anastomosiques d'un type nouveau mais faciles à prévoir. Par ailleurs, peut-on

établir des limites précises entre ces trachéides et les trachées ordinaires alors que l'on perçoit progressivement tous les termes du passage et que de haut en bas les éléments vasculaires qui les continuent, les trachéides, deviennent des vaisseaux très normaux ? Rappelons que Gwyne-Vaughan [**95**] a démontré leur identique rôle dans la conduction de la sève.

Enfin, il ne peut être question de déceler les équivalents morphologiques de ces unités conductrices ou d'en aborder expérimentalement la démonstration. Mais la constatation d'un identique plan dans l'architecture des formations trachéidales ou des cordons de 2e ordre à éléments vasculaires normaux et la présence de types intermédiaires nous conduit à adopter l'analogie de leur morphogénèse.

Ces unités morphologiques sont simples (non ramifiées) mais prodigieuement nombreuses et coalescentes.

CONCLUSIONS RELATIVES AUX NERVURES DE DEUXIÈME ORDRE.

1° *Les nervures de deuxième ordre présentent deux types topographiquement très différents par l'aspect histologique de leurs éléments.*

Au sommet elles sont formées de trachéides. A la base leurs éléments sont normaux. La région moyenne nous révèle toutes les figures de transition. Ce polymorphisme est apparemment lié aux diverses modalités de la croissance de ces différentes parties.

Mais si les matériaux sont différents, elles se révèlent édifiées d'après un plan identique.

2° *Ces nervures, à leur naissance, doivent être considérées comme de véritables unités conductrices unisériées, nées d'un point initial et progressant en direction nodifuge.*

3° *Leurs éléments basipètes en s'opposant aux trachées basifuges du cordon de 1er ordre, interdisent de les considérer comme de simples ramifications d'une nervure principale.*

4° *L'appareil conducteur de cette dernière, (avec la coexistence de vaisseaux basifuges et basipètes), ne peut plus dès lors conserver la valeur unitaire. Son faisceau complexe devient une association d'unités élémentaires.*

5° *Au-dessous de leur point initial, l'évolution des parties*

basipètes du cordon de 2e ordre, obéit au principe des étapes nodales raccordées dans l'entrenœud par un classique processus de différenciation nodifuge.

A mesure que l'on s'éloigne en aval du point initial cette zone de jonction, ***primitivement basale dans les entrenœuds les plus proches, révèle une tendance marquée à occuper une région médiane dans les entrenœuds inférieurs*** (1).

En amont, du point de départ les éléments basifuges progressent au contraire de manière continue.

6° *L'unité conductrice est libre de toute anastomose dans sa partie basifuge. Elle peut par contre, dès le point initial, fusionner ses éléments basipètes avec ceux de cordons voisins (quels que soient leurs ordres ou rangs d'apparition).*

7° Les règles de subordination sont essentiellement conditionnées par les modalités de croissance de l'organe. Si celui-ci se développe rapidement, les unités apicales apparaissent les premières, c'est le contraire si son édification est lente.

En réalité, le rang d'apparition des unités de 2e ordre successives procède essentiellement de la base au sommet. Mais cette subordination basifuge est susceptible d'affecter le long de la nervure de premier ordre, tantôt la région subapicale (si la croissance est rapide) tantôt la zone basale (si elle est ralentie).

8° *Il apparaît enfin que ces unités vasculaires correspondent réellement à des unités morphologiques, lesquelles s'insèrent, tels des folioles concrescentes, sur l'unité de 1er ordre.*

S'il devient impossible de les déceler, faute d'indications ti-

(1) Il est donc inexact que les différenciations basipètes ainsi que le prétend Bouvrain, continuent seules, dès l'instant que l'on se trouve au dessous du point fixe (point initial) de l'unité.

Il existe au contraire un ralentissement progressif des différenciations basipètes (ou plus exactement un ralentissement des différenciations nodifuges sous-initiales).

Cette acquisition représente un argument de première valeur dans la démonstration de l'hétérogénéité constitutive du faisceau.

Car si l'on compare dans la région inférieure d'un même entrenœud les parties sous initiales de 2 cordons nés l'un après l'autre, à des étages nodaux différents, chez celui dont le point initial est proximal, les différenciations nodifuges sous-initiales établiront leur jonction à la base de l'entrenœud.

Chez celui dont le point initial est distal, les différenciations nodifuges déjà ralenties se rejoignent vers le milieu de l'entrenœud.

Dans l'intervalle qui sépare ces deux zones de jonction (fig. 40) on constate une opposition dans les sens de différenciation qui nous interdit de considérer le faisceau comme une individualité.

Dans l'étude du faisceau, la base de l'entrenœud prend donc une très grande importance par la fréquence de ces oppositions et conséquemment par la rareté des fusions entre parties sous initiales de cordons voisins.

rées d'une saillie, ***leur inter-concurrence pour l'espace vital, sous l'influence des variations qualitatives de croissance, nous est révélée dans certains espaces interlobaires par un retard ou une déficience plus ou moins complète des cordons conducteurs correspondants.***

3° *LES NERVURES DE TROISIÈME ORDRE.*

Les unités de troisième ordre s'insèrent *sur le trajet* ou *à l'extrémité* des parties basifuges, des unités de 2e ordre. Dans le premier cas elles correspondent à des nervures de troisième ordre, dans le second, elles peuvent sembler prolonger les nervures de 2e ordre et paraissent alors, à l'observation superficielle, leur appartenir. Ces unités constituent en fait de nouveaux cordons élémentaires, progressant en direction nodifuge, à partir d'un point initial.

La feuille heptalobée nous offre quelques-unes de ces nouvelles unités parmi lesquelles on distingue 2 types :

Un type marginal dans lequel ces cordons tendent à fermer le circuit vasculaire en bordure du limbe. On le rencontre en particulier dans les régions subapicales de chaque lobe (fig. 2, à gauche de la nervure médiane).

Un type interlobaire plus profond (notamment de part et d'autre de la nervure médiane dans les zones délimitées par les deux nervures latérales les moins divergentes) (fig. 2).

A. — Zone marginale.

Légèrement en retrait des bords du limbe et à l'extrémité des nervures secondaires, les paires de cordons de 3e ordre sont susceptibles de naître par unités ou par couples.

a) Dans le premier cas, un type très simple est réalisé à la pointe de la nervure *b* gauche (insérée elle-même à l'étage 2 de la nervure médiane) (fig. 8). Une jeune cellule vasculaire coudée se distingue aisément de l'extrémité du cordon *b* sur laquelle elle s'appuie, par des tours de spires à la fois délicats et serrés. Ce sont là des indices d'une lignification dans ses tout premiers stades. Le point initial de la nouvelle unité est formé.

L'évolution nodifuge d'un pareil système nous est révélée par l'étude de l'appareil vasculaire chez la nervure de 2e ordre *a* (insérée sur la face gauche et à l'étage *1* du lobe médian) (fig. 9). A sa base on reconnaît le point initial et le cordon conducteur de 2e ordre. Il comporte en tout deux cellules assez étirées et dont les épaississements spiraux sont franchement dessinés. En effet, bien que la nervure *a* se prolonge en amont par un cordon unifile, ces éléments n'ap-

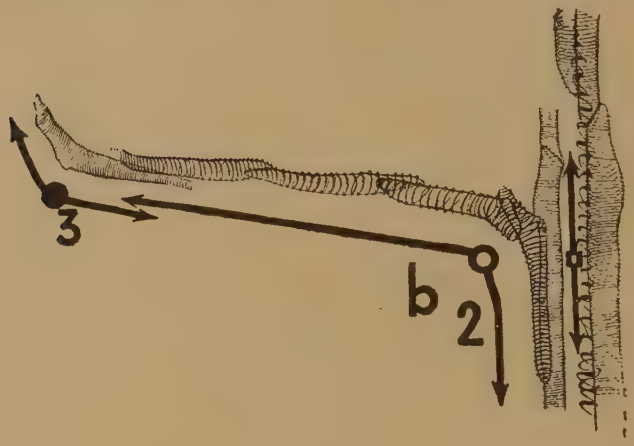

FIGURE 8.

Naissance d'une unité vasculaire de 3e ordre (marginale) à l'extrémité du cordon b de 2e ordre.

partiennent plus à l'unité de 2e ordre. Ils sont différenciés à partir d'un point initial de 3e ordre représenté comme précédemment par une cellule coudée et courte. Tous les éléments de ce nouveau système sont récents. Leurs filaments spiraux serrés et faiblement teintés. En amont, du point initial, 2 éléments basifuges dessinent un arc dirigé vers l'extrême pointe de la nervure supérieure (ou plus exactement du cordon de 3e ordre qui la termine). En aval, la dernière des deux longues trachées basipètes se superpose à l'unique cellule basifuge du cordon de 2e ordre. Rappelons que cette opposition dans le sens de la différenciation nous interdit donc de considérer la nervure *a* comme une entité puisqu'on découvre à sa base deux unités conductrices d'âge et d'origine différentes.

Il apparaît certain que dans la dite nervure, *l'unité de 3e ordre a pris naissance et s'est développée avant que se soit*

parachevée l'évolution du cordon de 2e ordre. Il semble dès lors que la croissance de ce dernier ait été inhibée.

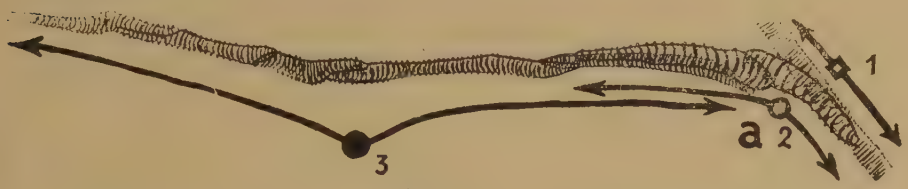

FIGURE 9.

Formation précoce et développement accéléré d'une unité conductrice de 3e ordre.

La croissance du cordon *a*2 (de 2e ordre) est inhibée.

Par la suite, une seconde unité vasculaire de 3e ordre se différencie symétriquement sur le même cordon secondaire (fig. 10). Une cellule en chausson (terminologie de NATHAN [120]) en constitue généralement le point initial et donne en amont une partie basifuge orientée dans la marge du limbe, en direction opposée (divergente) à celle de la précédente. Sa partie basipète se différencie plus rapidement en doublant à son tour le système conducteur de la nervure de 2e ordre.

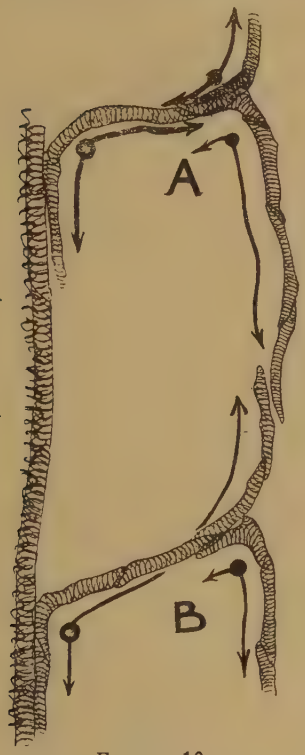

FIGURE 10.

Genèse de la nervure marginale et fermeture du circuit vasculaire par opposition, et non fusion, des éléments basifuges de deux cordons.

Jusqu'ici ces deux unités tertiaires insérées par paires se sont formées successivement. Un tel processus se révèle lié à une relative lenteur dans la croissance de l'organe.

Mais il est à noter que les éléments basifuges des cordons élémentaires de 2e ordre sont susceptibles parfois de poursuivre assez loin leur différenciation. Parvenus au bord du limbe, ils s'infléchissent, indifféremment vers le sommet ou vers la base et dessinent eux-mêmes une partie plus ou moins grande de la nervure marginale (fig. 10, B). Une telle construction est assez fréquente dans

les limbes dont la croissance a été particulièrement lente. Au niveau de la courbure proche de la marge *n'apparaît dans ces conditions qu'une unité de 3e ordre. On note alors un véritable avortement de l'une des deux unités de la paire* de cordons de 3e ordre, constatation qui prend une importance capitale dans la notion de l'autonomie et de l'interconcurrence des unités élémentaires.

b) Lorsque le développement est rapide, les cordons de 3e ordre sont quelquefois susceptibles de naître par couples simultanément. Il en résulte une coalescence, voire une fusion complète de leurs parties basipètes et même de leurs points initiaux qui compliquent singulièrement l'interprétation dès le départ, d'autant plus que l'accélération entraîne la différenciation des points initiaux isolément avant même que soit terminée l'évolution de l'untié de 2e ordre.

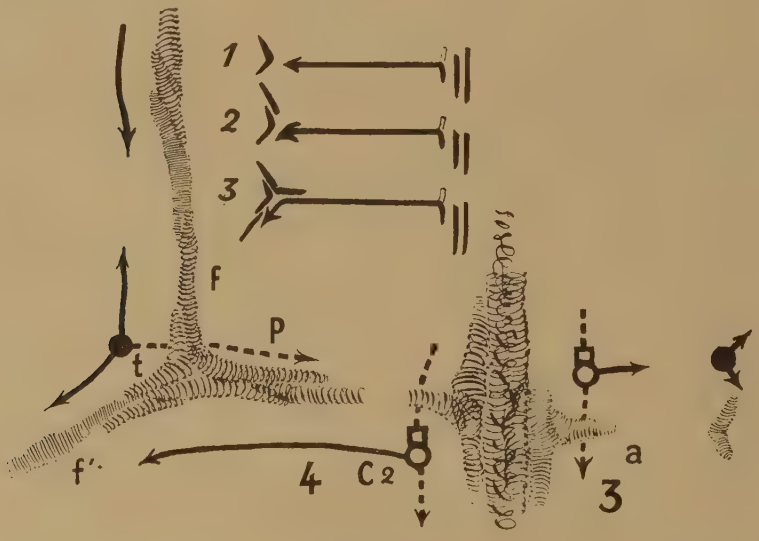

FIGURE 11.

Naissance (1) *et phases successives* (2-3) *de l'évolution d'unités marginales de 3e ordre, isochrones et couplées.*

La cellule trigone primitive doit être considérée comme le résultat de la fusion de 2 points initiaux.

La figure 11 nous présente côte à côte deux des phases principales de cette évolution. A droite, un élément isolé en forme de chausson s'oriente dans l'axe de la nervure marginale tandis que son talon, peu saillant, est tourné vers l'inté-

rieur dans la direction de la nervure secondaire dont la croissance n'est pas terminée.

Cette cellule trigone, de formation récente, est régulièrement lignifiée. Aucune de ses extrémités ne s'estompe et aucun élément subséquent ne s'y ajoute qui pourrait annoncer une différenciation nodifuge.

Néanmoins, nous nous trouvons ici en présence de points initiaux naissants et fusionnés de deux unités tertiaires couplées.

A gauche, la construction est terminée. On retrouve la cellule trigone primitive (*t*). Sa partie supérieure est prolongée par un élément (*f*) qui a pris naissance sous sa semelle et près du talon.

La partie basifuge de l'un des cordons est terminée. De l'autre pointe se détache latéralement, avec un imperceptible retard, la portion basifuge de l'unité symétrique (*f'*). Dans le même temps, prenant naissance par un buttoir contre le talon de la cellule en chausson, une trachée basipète bivalente (*p*) complète l'architecture des deux cordons.

Nous nous trouvons en définitive en présence de *2 unités vasculaires de 3e ordre, couplées et fusionnées en aval dès leurs points initiaux en un élément commun,* tandis que leurs parties basifuges respectives divergent librement dans la zone marginale.

Ce comportement représente une acquisition nouvelle. Il doit être interprété comme le témoin d'une morphogénèse correspondante particulièrement active.

En résumé, dans la zone marginale les cordons de 3e ordre sont généralement disposés par paires dans lesquelles chacun des deux systèmes symétriques peut apparaître indifféremment avant l'autre. Dans certaines conditions, ils sont susceptibles de se différencier simultanément. *Parfois ne se développe qu'un seul d'entre eux naissant soit sur la droite, soit sur la gauche du cordon secondaire.*

Ces modalités dans leur subordination réfutent l'existence d'un plan unique et rigide dans l'ontogénèse conductrice. Elles traduisent, au contraire, une hétérogénéité constitutive où cordons conducteurs élémentaires et unités morphologiques correspondantes, luttent de vitesse dans leur croissance et acquièrent ainsi une importance essentiellement variable.

Enfin, nous assistons ici aux premières phases de la fermeture du circuit vasculaire dont nous donnerons plus loin le détail.

On peut dès à présent y distinguer 2 modalités suivant que le raccord s'établit entre cordons conducteurs de 2e et 3e ordre ou entre deux systèmes tertiaires.

De toute façon, *la zone de jonction est caractérisée par un chevauchement de leurs éléments basifuges terminaux respectifs* (fig. 10, A et B). *Mais en aucune façon on ne perçoit leur anastomose et encore moins leur fusion.*

B. — Zone internervulaire profonde.

Dans les espaces interlobaires, les unités de 3e ordre se différencient à l'apex de celles d'ordre précédent sans en changer la direction, de sorte que, pour l'observateur non prévenu, il semble que l'on se trouve en présence d'un même cordon conducteur, ce qui n'est pas.

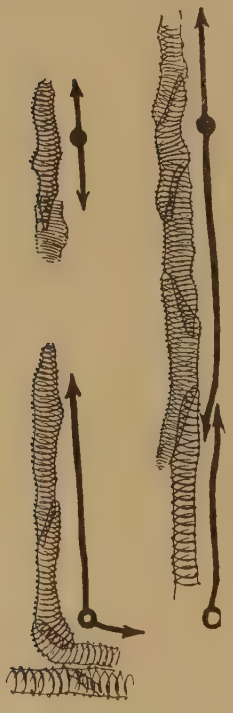

FIGURE 12.

Formation de cordons de 3e ordre dans le prolongement d'unités de 2e ordre, au sein des espaces interlobaires.

La préparation nous offre les images de 2 phases principales de cette construction. Sur la partie gauche du limbe (dont nous savons le retard par rapport à la région symétrique) une cellule vasculaire de même direction se lignifie isolément dans le prolongement basifuge du seul cordon conducteur de 2e ordre (*a gh* sur *1 Dr*). C'est le point initial d'un système de 3e ordre (fig. 12, à gauche). Un début de différenciation nodifuge est amorcé dans les deux sens par l'apparition de quelques fins et délicats tours de spires.

Jusqu'ici il nous serait encore permis de considérer ce point nodal comme un relai du système de 2e ordre. Nous allons voir qu'il n'en est rien. Effectivement, lorsque les éléments se raccordent entre les points nodaux pour former un cordon unifile, les deux cellules terminales voisines dessinent entre elles un biseau mal ajusté et se *chevauchent en sens inverse*, parfois sur une lon-

gueur appréciable. Par ailleurs, en dehors de cet argument, dont nous connaissons désormais la portée et déjà suffisant pour dissocier 2 unités conductrices voisines, il en est un autre : symétriquement, dans la nervure de 2e ordre *a gh* insérée sur la face supérieure de la première nervure principale droite (*1 Dr*), la différence d'âge des 2 cordons est particulièrement perceptible par le degré d'étirement de leurs éléments, spires fines et serrées pour le récent cordon de 3e ordre, et plus lâches et nettement dessinées dans les cellules de l'unité de 2e ordre (fig. 12, à droite).

Il semble assez inattendu de rencontrer, au cœur du limbe, ces unités de 3e ordre qui, à l'extrémité des nervures secondaires du lobe médian, paraissaient avoir pour but de jalonner le trajet d'une nervure marginale. *A la vérité si ces systèmes ne dessinent pas ici une nervure bordant le limbe, ils n'en contribueront pas moins à fermer le circuit conducteur comme ceux de la partie gauche du lobe médian.*

L'analogie est plus complète encore si l'on conçoit qu'un *phénomène d'accélération* a provoqué isolément l'apparition du point initial de l'unité tertiaire, alors que le cordon précédent n'a point parachevé sa croissance. Il est surprenant de constater encore que celle-ci se trouve alors, sinon arrêtée, du moins considérablement ralentie dans son développement.

CONCLUSIONS RELATIVES AUX NERVURES DE 3e ORDRE.

Toute nervure de 3e ordre est à son départ constituée par une unité conductrice dont l'autonomie n'est pas moins évidente que précédemment (1).

1° *Née d'un point initial, son indépendance vis-à-vis des cordons secondaires sur lesquels elle s'insère se traduit toujours par l'opposition des différenciations de leurs éléments respectifs.*

2° ***Lors de la fermeture du circuit, l'indépendance des unités composantes nous est encore révélée par le chevauchement marginal (et non par la fusion anastomotique) de leurs trachées basifuges terminales.***

3° ***Naissant généralement par couples, les cordons de 3e ordre,*** *lorsqu'ils sont concomitants,* ***sont susceptibles de fusion-***

(1) Il n'y a pas ramification des nervures secondaires comme l'admet Chatin J. [40].

ner** rapidement **leurs éléments basipètes en un vaisseau bivalent.

4° *Lorsque **les points initiaux** de deux unités coalescentes **sont affectés par cette fusion ils donnent naissance à une cellule trigone** à partir de laquelle la différenciation nodifuge reprend dans les trois directions.*

En conséquence, jusqu'ici toute cellule vasculaire, quelle que soit sa forme, doit être considérée comme faisant partie intégrante d'une unité ou de la fusion basipète d'un groupe de cordons élémentaires.

5° *Lorsque le **développement** de l'organe est **rapide** on assiste à un processus d'**accélération** dans la production des unités de 3e ordre. Celles-ci **prennent naissance par un point initial isolé avant que le cordon secondaire ait disposé du temps nécessaire pour parachever son évolution.***

Dans ces conditions, tout se passe comme si la formation et la croissance de l'unité d'ordre n + 1 inhibait ou retardait le développement de la précédente d'ordre n.

6° *Le procesus de fermeture du circuit vasculaire dans la marge du limbe, utilisant indifféremment des cordons de 2e et 3e ordre, démontre qu'il n'est rien de préétabli dans le nombre, la place et la surbordination des unités composantes.*

Leur avortement, leur rang d'apparition, leur développement, et leur importance trahissent encore l'autonomie et l'inter-concurrence des unités morphologiques correspondantes.

4° *SYNTHÈSE DES UNITÉS DE TROIS ORDRES SUCCESSIFS DANS L'APPAREIL CONDUCTEUR DE LA FEUILLE HEPTALOBÉE.*

Un grand principe domine toute l'architecture de l'appareil vasculaire dès l'instant que l'organe envisagé atteint un certain développement. La portion basipète des unités conductrices d'ordre *n* emprunte le trajet de la partie basifuge des unités (très étirées) d'ordre *n* — *1* et ainsi de suite. *Ainsi s'édifient les faisceaux* à l'intérieur du pétiole ou des nervures. Ces notions nous ont interdit de considérer le faisceau ou la nervure ainsi constitués comme des entités anatomiques.

Comme toutes les unités conductrices envisagées jusqu'ici *comportent une file unique d'éléments vasculaires*, on est en droit d'énoncer : « du moment qu'un faisceau, soit pétiolaire, soit d'une nervure d'ordre quelconque est composé de plusieurs files d'éléments juxtaposés, il ne peut être question de lui conférer la valeur d'unité » ; c'est ce que nous écrivions déjà en 1938 [123]. *Lorsque le faisceau possède deux éléments, son pointement trachéal est basifuge, la deuxième trachée est basipète.*

Dans la feuille de Capucine à 7 lobes, c'est le cas de la totalité des faisceaux pétiolaires, de tous ceux des nervures principales et de la plupart des nervures secondaires.

Est-ce à dire que chaque vaisseau à l'intérieur d'un faisceau est en droit de revendiquer la qualité d'unité ? Nous *répondons non :* au sens où on l'entend couramment, le vaisseau peut en effet résulter de la fusion des éléments basipètes de 2 ou plusieurs cordons, il ne représente donc *pas toujours* une individualité.

L'unité est essentiellement le cordon vasculaire unifile qui a procédé par différenciation nodifuge à partir d'un seul point initial.

De haut en bas la juxtaposition des cordons conducteurs des unités fondamentales forme des *faisceaux* (pétiolaires ou nervulaires) *organisations essentiellement complexes dès l'origine. Mais au sein des faisceaux, leur coalescence basipète suivie d'anastomose donne des vaisseaux, constructions sans doute unifiles mais dont l'étude ontogénique révèle la nature complexe.* Ce sont alors des vaisseaux mixtes comme nous les avions appelés en 1939 ou à valence multiple (ainsi que les a désignés Mlle Fourcroy [74] à propos de la tige de Bryone).

Tel est le double principe de la réduction basipète des éléments conducteurs ligneux. Mais l'essence même de cette réduction réside dans les anastomoses entre vaisseaux.

Jusqu'ici ces anastomoses affectent plus particulièrement les zones nodales mais sans que ce soit là un caractère absolu.

Deux conditions sont obligatoires pour permettre la fusion anastomotique basipète des éléments « appartenant » à des unités conductrices voisines :

1° *Un âge strictement identique des deux éléments ;*

2° Et si elle s'opère dans l'entrenœud, *un même sens de différenciation.*

On conçoit dès lors que ces confluents apparaissent plus sélectivement dans les régions nodales chez lesquelles le problème du sens de la différenciation ne se pose pas, car tout procède de ce point. On y rencontre des architectures en *Y* combinant 2 points relais (inférieurs par rapport au point initial), où le point relai et le point initial de 2 unités d'ordres ou rangs différents et même les 2 points initiaux de 2 unités voisines de même ordre (construction réservée à la région trachéidale apicale et aux unités de 3^{e} ordre) et qui aboutit à la formation d'une cellule trigone.

Dans l'entrenœud, les fusions anastomotiques affectent plus particulièrement la région supérieure (où toutes les différenciations sous-initiales sont basipètes) ; ces fusions sont moins fréquentes à quelque distance de la base de l'entrenœud (dans cette région, en effet, les éléments sous-initiaux de cordons voisins sont susceptibles de présenter des sens de différenciation opposés).

Enfin, et de toute façon, la réunion de 2 ou plusieurs cordons conducteurs affecte exclusivement leur portion basipète (sous-initiale), *c'est-à-dire celle qui est située au-dessous de leurs points initiaux respectifs.*

IV. - - FEUILLE COMPLÈTE (A NEUF LOBES). CONSTITUTION DU RÉSEAU INTER-NERVULAIRE.

Avant même la différenciation morphogène des derniers lobes latéraux 8 et 9 (1), les plus divergents, et de leurs nervures correspondantes, les parties subapicales de la feuille sont le siège de la formation d'un réseau inter-nervulaire caractéristique.

La topographie classique nous enseigne avec Van Tieghem [150, p. 852] comment semblent se terminer, dans le limbe, les derniers ramuscules vasculaires : libres chez les Ptéridophytes et Gymnospermes, ils s'anastomosent dans la plupart des Angiospermes. Dans ce cas, lorsque la nervation est palmée ou pennée : « Les faisceaux se « ramifient » à plusieurs « degrés dans tous les sens, et *à chaque degré, pendant que* « certaines branches s'anastomosent en réseau, d'autres se « terminent librement, soit à l'intérieur des mailles soit « vers la périphérie. Chaque maille d'ordre supérieur ren- « ferme un certain nombre de mailles d'ordre inférieur ; « enfin, du bord des plus petites mailles, s'échappent, vers « l'intérieur, un ou plusieurs ramuscules qui se terminent « librement dans l'alvéole, souvent après s'être encore une « fois divisés ».

Que deviennent, dans ce processus apparent de « ramifications » d'anastomoses, les éléments conducteurs successifs ? Peut-on leur attribuer encore la qualité d'unités plus ou moins indépendantes, et comment alors peut-on les dissocier ?

Enfin, où s'arrêtera l'explication ontogénique de ces éléments conducteurs, pour faire place à celle d'éléments ne répondant qu'à une exigence physiologique et ne devant qu'à cette dernière leur origine et leur développement ?

Tel est le multiple objet de cet important chapitre.

Dans l'étude de limbes d'âge croissant, nous distinguerons successivement :

(1) Leur apparition est en tout point semblable à celle des lobes précédents, sinon que le point initial de l'unité conductrice est systématiquement situé dans le limbe, dans une région supra nodale, et non au sommet du pétiole.

1° La formation des grosses mailles (réticulum primaire) ;

2° La constitution de la nervure marginale ;

3° La génèse des mailles secondaires ou alvéoles (réticulum secondaire) ;

4° Les ramuscules libres.

1° *FORMATION DU RÉTICULUM PRIMAIRE.*

L'étude de la feuille heptalobée nous a montré le mécanisme de la fermeture du circuit vasculaire et la délimitation subséquente de quelques-unes des grosses mailles du réseau.

Les unités conductrices affectées appartenaient, jusqu'alors, aux 2e ou 3e ordres, se différenciaient sur un même trajet, mais allaient en sens inverse, l'une vers l'autre, et *formaient à leur point de contact, une pseudo-anastomose en biseau mal ajusté.* Ce sont essentiellement de tels raccords mal ajustés qui vont nous permettre dans l'ensemble des éléments qui délimitent une maille, quelle qu'elle soit, de déceler ses unités constitutives.

Deux zones sont à distinguer parmi ces grosses mailles :

a) le réseau primaire de première zone est délimité au moins sur un de ses côtés par une nervure de premier ordre ;

b) le réseau primaire de seconde zone est périphérique par rapport au précédent.

A. — Etude des grosses mailles primaires de 1re zone.

Sur la même face d'une nervure principale (de 1er ordre), 2 nervures latérales (cordons conducteurs de 2e ordre) forment les côtés inférieur et supérieur d'un parallélogramme dont la face extérieure (qui fermera la maille) est dessinée plus tardivement. Assez rarement, l'unité de 2e ordre pourra constituer une portion du 4e côté, en modifiant sa direction pour la diriger à la périphérie et parallèlement à la marge. Plus fréquemment, on doit la genèse de la fermeture du circuit à un système apparent de ramification en cyme bipare qui prend place à l'extrémité de la nervure secondaire. Des deux branches divergentes ainsi formées, l'une se dirige vers la pointe, l'autre vers la base du limbe. Elles rencontrent alors respectivement d'autres branches issues d'un même

processus de ramification sur les nervures secondaires voisines.

A la vérité, on se trouve en présence de la différenciation de couples de cordons conducteurs de 3e ordre, à l'extrémité d'unités vasculaires de 2e ordre (b^2 et c^2, fig. 13). Entre deux unités face à face de couples voisins, les parties basifuges, cheminant l'une vers l'autre, se rencontrent (en *R*), mais ne se fusionnent pas, et se chevauchent pendant un parcours plus ou moins long.

Elles demeurent donc, comme toujours jusqu'ici, essentiellement distinctes, et indépendantes, sinon libres.

Par contre, leurs éléments basipètes peuvent fusionner entre cordons de même couple, et dès le point initial, donner alors une cellule trigone (*t*, fig. 13).

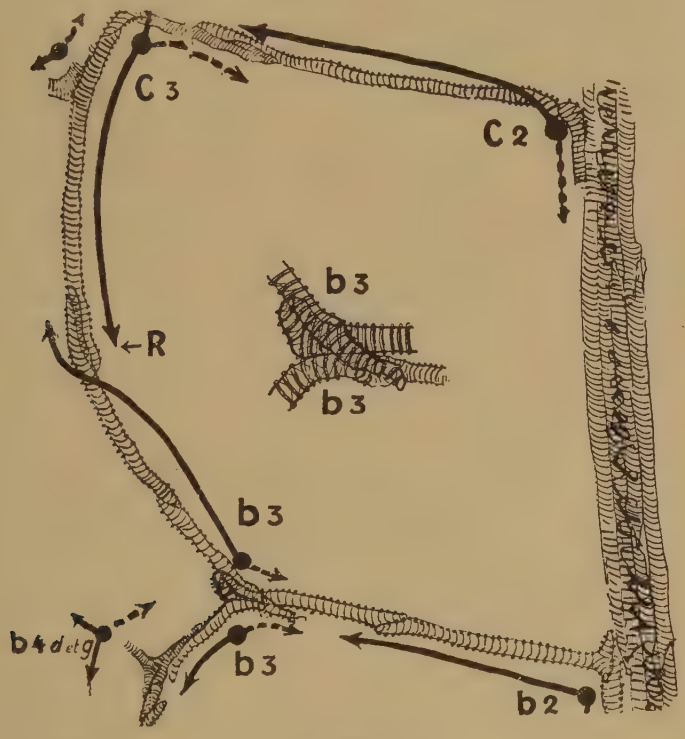

FIGURE 13.

Délimitation d'une maille primaire de 1re zone, à gauche de la nervure médiane.

En *R* chevauchement des extrémités basifuges des cordons *c3* et *b3*. Au centre, détail des points initiaux des unités b3 couplées à l'extrémité de *b2*.

Tel est le cas le plus simple de fermeture des grosses mailles du réseau.

La fig. 13 montre, par ailleurs, la naissance d'un cordon de 4e ordre à l'extérieur et sur la partie basifuge du cordon tertiaire limitant en haut et à gauche la périphérie de la maille.

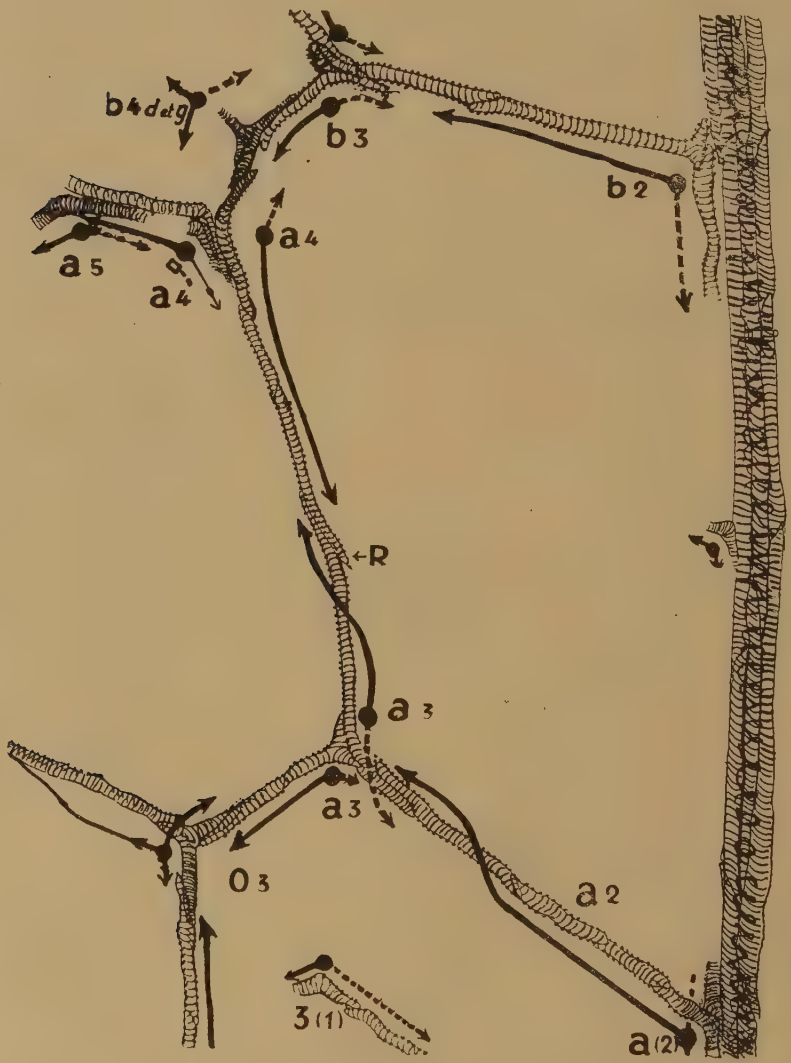

FIGURE 14.

Autre image de la formation complexe d'une maille primaire de 1re zone.

Mais, même chez les grosses mailles primaires, le phénomène est rapidement plus complexe. En effet, leur côté extérieur est rarement plan ou uniformément cambré comme c'est quelquefois le cas dans la région subapicale d'un lobe principal. Vers la base, et en particulier dans l'avant-dernière maille de chaque lobe, des « ramifications complémentaires » modifient de manière appréciable, le contour du côté périphérique du parallélogramme (fig. 14). Celui-ci devient anguleux, et à chaque angle, correspond topographiquement une ramification externe (qui contribue à ébaucher une maille périphérique de 2e zone). *En réalité, ces points anguleux correspondent à l'apparition d'unités de 4e ordre, généralement couplées* (b^4d et *g*, a^4 et $a^{4'}$) *: l'une participe à la fermeture de la maille de 1re zone, l'autre à l'édification d'une maille de 2e zone.*

La figure 14 présente un type assez complexe de cette architecture. Mais on y perçoit toujours les unités composantes, quel que soit leur ordre de différenciation, par l'interdépendance de leurs parties basifuges, accolées mais non soudées, et susceptibles de se développer pendant un certain temps côte à côte, mais en sens inverse.

Dans le cas présent, il n'existe pas moins de 7 unités élémentaires ayant participé à la formation d'une grosse maille et les 1er, 2e, 3e et 4e ordre y sont représentés. Il ne semble pas qu'un tel degré de complexité soit dépassé chez la Capucine, pour ces mailles sus-basales tout au moins.

Enfin, dans l'angle aigu formé par la divergence de 2 nervures de 1er ordre, se forme une grosse maille primaire qui, dans sa partie extérieure, fait entrer en contact les éléments conducteurs périphériques de 2 lobes voisins. Cette maille, qui prend rapidement une grande importance, a la forme d'un pentagone irrégulier (fig. 15).

Deux de ses côtés (inférieurs) sont formés par les nervures de 1er ordre (*M* et *1 Gh*), 2 autres par 2 unités de 2e ordre (« insérées » respectivement sur des nervures principales différentes (a^2 et O^2)). Le dernier côté est tardivement fermé par 2 unités de 3e ordre (a^3 et O^3) particulièrement réduites et dont les extrémités basifuges chevauchent nettement sans se fusionner.

Dans l'ensemble, on est surpris de l'abondance et de la

variété des constructions tripoles dans la partie externe des mailles primaires.

Nous les avons précédemment définies comme le résultat de la combinaison de deux points initiaux s'ils sont strictement du même âge.

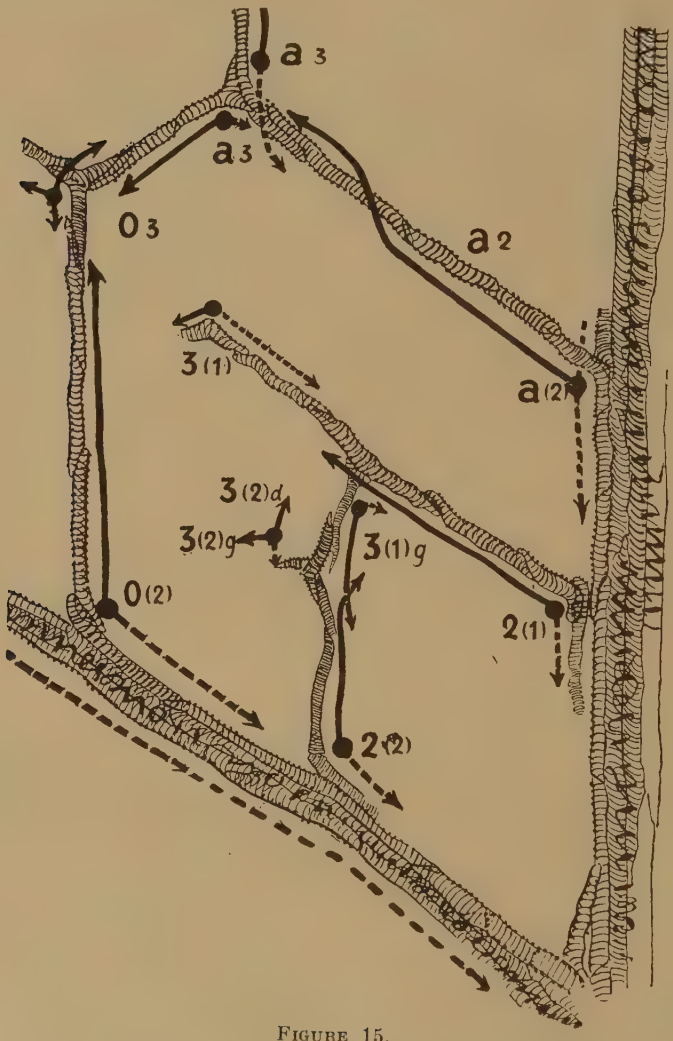

FIGURE 15.

Maille primaire basale, à gauche de la nervure médiane.

Premières étapes de la genèse du réticulum secondaire : le premier cordon intraréticulaire se forme contre la nervure médiane.
Trait plein, partie basifuge ; tirés, partie basipète.

Dès lors, il était logique de s'attendre à ce que de tels édifices deviennent singulièrement fréquents dès l'instant qu'on envisage la production d'autres couples en ramifications bipolaires, dans la trachéogénèse des parties distales du limbe.

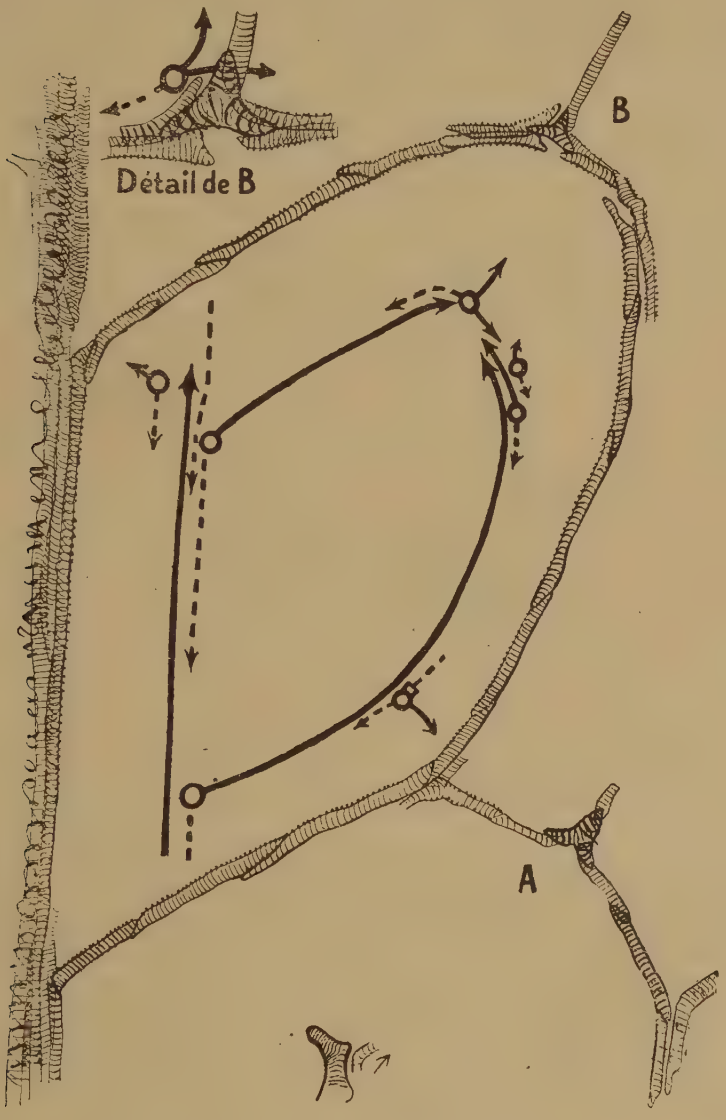

FIGURE 16.

Maille primaire à droite de la nervure médiane ; on remarque en *B* la cellule trigone résultant de la fusion de 2 points initiaux.

Néanmoins, certaines d'entre elles, par leur orientation (le talon tourné vers l'extérieur de la maille) et par leur degré de stylisation, ne se prêtent pas, à prime abord, à une interprétation facile.

Particulièrement massives et apparaissant parfois isolément, elles semblent par 2 de leurs branches, avoir un rôle de conjonction destiné à relier (à anastomoser) les extrémités basifuges de 2 cordons vasculaires (fig. 16, A et B). Leur 3e pointe orientée extérieurement par rapport à la maille, indique la direction d'une unité vasculaire qui participera bientôt à la formation d'une grosse maille secondaire.

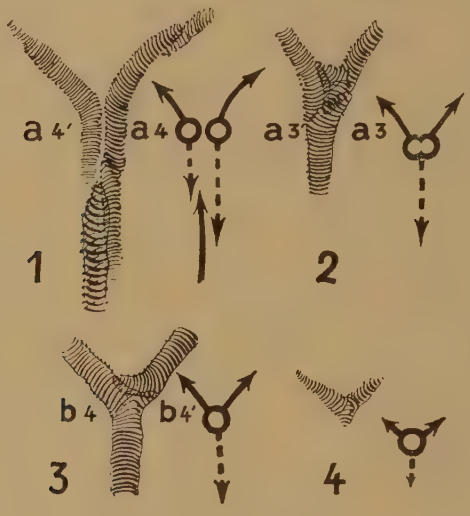

FIGURE 17.

Etude des phases successives de la coalescence de 2 unités vasculaires couplées : elle aboutit à la formation de cellules trigones (4).

Cependant, si cette véritable cellule trigone paraît encore constituer ici une vulgaire trachéide de conjonction, la présence de la gamme complète de types intermédiaires (fig. 17) nous permet d'en rattacher l'origine à l'architecture ci-dessus écrite : *combinaison des points initiaux isochrones de 2 unités vasculaires de même ordre.*

Par leurs éléments basifuges, l'une contribue à fermer la maille, l'autre participe à la genèse d'une maille périphérique.

Il est désormais démontré que les portions basipètes de 2

cordons conducteurs ligneux ne peuvent fusionner par anastomoses, que lorsque leurs éléments ont strictement le même âge (1). Lorsque cette condition se trouve réalisée, la construction tripole (fig. 17) peut comporter soit 3 cellules, soit 2 cellules. Elle peut encore, dans la fusion d'unités de 4e ordre, ne comporter qu'une seule cellule, dont les 3 branches sont suffisamment longues dans les unités importantes.

Mais au fur et à mesure qu'elle affecte des unités d'ordre inférieur plus réduites (et ce phénomène est nettement progressif du centre vers la périphérie et de la base au sommet de l'organe), les 3 pointes de l'étoile se raccourcissent. L'élément prend alors la forme typique en chausson de la cellule trigone décrite par NATHAN chez *Ceratopteris thalictroides* L. Dès lors, il devient évident qu'une telle image représente une architecture relativement dégradée, mais dans laquelle il est permis de retrouver une signification ontogénique certaine : *combinaison stylisée de 2 points initiaux.*

En résumé, ces mailles de première zone restent constituées par l'association d'unités élémentaires dont on observe la naissance par couples (dès le 3e ordre).

La coalescence croissante de leurs parties basipètes et la fusion des points initiaux est à l'origine de la formation de cellules trigones plus ou moins dégradées.

B. — Etude des grosses mailles de 2e zone.

Sur tout le pourtour de la feuille, et en particulier dans les sinus séparant deux lobes principaux, la croissance intercalaire du limbe est constamment suivie de la formation d'un réticulum vasculaire à grosses alvéoles. De nouvelles mailles sont ainsi dessinées à la périphérie du réseau de 1re zone. Ce sont les mailles de 2e zone, car les éléments constitutifs qui les délimitent ne sont jamais représentés par des cordons ligneux de 1er ordre, mais par des unités de 3e, 4e et 5e ordre et plus.

Le problème de leur subordination reste strictement le même. Topographiquement résolu juqu'ici par la notion de

(1) Les cordons *a4 et a4'* (fig. 14 et 16) demeurent indépendants, même en aval de leurs points initiaux. Leur inégalité de développement et d'importance, trahit en effet leur apparition successive et non simultanée.

ramification et anastomose par soudure des extrémités des ramuscules, *sa solution obéit en réalité au grand principe de différenciation nodifuge et à son inéluctable conséquence : opposition au sein d'un même faisceau d'éléments à différenciation basipète et basifuge.* Enfin, *la fermeture du circuit est toujours tributaire du chevauchement des pointes extrêmes des dernières unités, et de leur croissance ultérieure.*

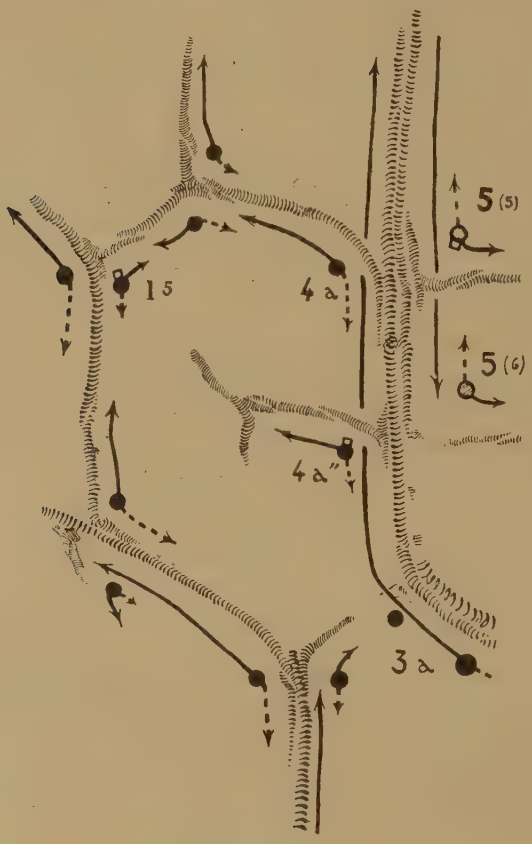

FIGURE 18.

Genèse d'une maille primaire basale de 2e zone.

On remarque l'orientation des cordons 5 (5) et 5 (6) et la disposition des cordons *4a* et *4a''*.

Il en est ainsi jusqu'à la formation de la nervure marginale. La saillie des lobes s'estompe, de la sorte, progressivement, par le développement intercalaire des régions interlo-

baires, qui amènent la disparition des sinus, et la feuille acquiert ainsi son contour définitif.

Dans ces mailles de 2e zone, on constate la fréquence croissante des architectures tripoles plus ou moins massives, mais à signification toujours aussi nettement ontogénique.

FIGURE 19.

Premiers stades de la fermeture d'une maille primaire de 2e zone (sub apicale).

Par ailleurs, on observe la formation tardive de cellules trigones (*tr*) (combinaison de 2 relais fusionnés).

Par ailleurs, on voit apparaître une forme nouvelle du point initial, en particulier lorsque celui-ci se différencie isolément le long d'éléments *basifuges*, relativement plus âgés (voir I^5, fig. 18, et I^4, fig. 19). La cellule initiale tend à s'épater sur l'élément ancien et former en amont et en aval de celui-ci une pointe, tandis qu'une troisième branche de la construction prend la direction de la partie basifuge de la nouvelle unité. L'image ainsi formée est assez voisine de la cellule tripole précédemment décrite. Nous la retrouverons à l'intérieur des réseaux à un degré croissant.

A notre avis, une telle figure représente la forme dégradée d'un édifice combinant à la fois le point initial d'une unité de rang n *et le point nodal, relai inférieur d'une unité de rang* n + I *dans le même ordre.* Nous avons expliqué à propos de la trachéogénèse des unités conductrices de second ordre, la possibilité d'une fusion englobant, parce qu'ils sont de même âge, les éléments appartenant au point initial d'un cordon et ceux du point relai d'une unité plus apicale. Dans le cas présent, *la prodigieuse condensation des unités successives d'ordre croissant ou de rang progressif dans le même ordre,* et conséquemment leur rapprochement inévitable à la fois dans le temps et dans l'espace, *doivent logiquement favoriser la formation de ces fusions anastomotiques.*

Mais ici, *la figure s'est stylisée* en amont et en aval, au point de n'être représentée que par deux pointes nettes au-delà desquelles on ne perçoit pas, pour l'instant, l'amorce progressivement estompée d'une différenciation nodifuge. Mais celle-ci est susceptible de reprendre plus tard. Complétant alors la structure de l'édifice, elle nous fournit la démonstration de son origine ontogénique complexe.

En définitive, la coalescence grandissante des unités élémentaires nous offre dans les mailles primaires de 2e zone, une nouvelle image de cellule trigone. Bien que très stylisée, elle correspond à la fusion des points initial et relai de 2 cordons successifs.

Jusqu'ici, nous n'avons considéré la genèse du réticulum primaire que dans ses premiers stades.

Une fois ébauché, leur parcours devient ensuite le siège de la formation d'un véritable faisceau ligneux. Dans celui-ci, on retrouve toujours, entre deux points nodaux, l'opposition d'un élément basifuge (le plus ancien) et d'un ou plusieurs éléments basipètes.

Cette constatation nous révèle la participation de plusieurs cordons composants et *l'origine esssentiellement hétérogène d'un tel faisceau*. Ceci ne nous apprend rien d'ailleurs que nous ne connaissions déjà.

Néanmoins, il faut signaler l'apparition d'une nouvelle construction trigone tardivement installée à l'aisselle d'une ramification, c'est-à-dire dans l'angle aigu formé par la divergence de deux unités couplées.

Nettement isolées de toute connexion, on peut se croire à leur sujet autorisé à leur décerner la qualité de trachéides de conjonction indépendantes de toute unité élémentaire (voir plus loin fig. 24 et 25 en *tr*).

FIGURE 20.

Images successives de la coalescence de deux points relais, leur fusion aboutit à l'édification d'une cellule trigone.

A notre avis, toutefois, si leur signification physiologique ne nous échappe pas, leur origine ontogénique n'est pas moins évidente. Elle nous est encore révélée par l'étude de nombreuses images fournissant toute la gamme des intermédiaires. Il s'agit, à n'en pas douter, *d'une architecture dégradée combinant deux points relais strictement isochrones*. Ceci explique leur apparition tardive. La figure 20 montre les degrés progressifs de condensation de ces deux relais (1).

Ainsi se constitue un troisième type de dégradation des images types décrites dans la coalescence des unités primitives.

(1) On retrouve de pareilles constructions remarquablement stylisées chez *Convolvulus Batatas* L.

CONCLUSIONS RELATIVES AU RÉSEAU PRIMAIRE.

La constitution des mailles primaires de première ou de deuxième zone, obéit essentiellement à un processus de subordination d'unités élémentaires progressant d'un point initial en direction nodifuge.

1° **Le principe de la fermeture du circuit reste tributaire du chevauchement des parties basifuges extrêmes de deux cordons se développant l'un vers l'autre.** Au dessus de leurs points *initiaux, ces unités demeurent donc indépendantes, sinon libres.*

2° *Par ailleurs, deux acquisitions nouvelles sont à noter, dès l'instant qu'on y aborde l'étude des cordons de 3e ordre et au-delà.*

On constate :

A. — *Leur formation par couples, donnant l'illusion d'une ramification bipolaire.*

B. — *La fréquence des fusions. Elles aboutissent à la formation* **d'édifices tripoles qui, de plus en plus, condensés peuvent combiner 2 points initiaux, un point initial et un point relais, ou deux points relais.**

3° *Plus tard, le système conducteur délimitant ces mailles est devenu un faisceau dont* **l'origine complexe** *nous est révélée entre deux points nodaux par la coexistence d'éléments basifuges et basipètes.*

4° *Jusqu'ici,* **on ne rencontre aucun élément qui,** *à quelque titre que ce soit,* **ne fasse partie intégrante d'une unité conductrice élémentaire.**

2° *LA GENÈSE DE LA NERVURE MARGINALE.*

On sait, du point de vue morphogénèse, que, pour acquérir son contour définitif régulièrement arrondi et très légèrement déprimé dans la zone sinusale, la feuille subit un développement intercalaire intense de ses régions interlobaires.

Il entraîne l'estompement progressif de chaque lobe dont la croissance se ralentit parallèlement et se traduit, en définitive, par la formation et le développement combinés de mailles en 2e zone.

De ces dernières, la limite périphérique commune est dessinée, en bordure des limbes, par une nervure marginale dont l'importance ultérieure sera étonnante.

Nous avons désormais à étudier l'organisation ontogénique de celle-ci.

Du point de vue anatomie topographique, il est admis, à propos de la Capucine, depuis Van Thieghen (p. 854-855) que les stomates aquifères localisées à l'extrémité des lobes, correspondent à l'épanouissement de la partie terminale de plusieurs ramuscules, convergeant dans un massif commun. Trois gros faisceaux dont 2 marginaux confluent sous un stomate aquifère. Par ailleurs, l'observation grossière démontre suffisamment que la taille de la nervure marginale décroît progressivement de la pointe d'un lobe à la région sinusale interlobaire.

A moins de lui conférer *a priori* la valeur d'élément de raccord sans interprétation ontogénique, nous nous trouvons ici, vaisemblablement, en présence d'un ensemble d'unités conductrices dont on perçoit nettement les extrémités basifuges à la pointe déprimée des lobes, mais dont nous éprouvons quelque embarras à déceler et à suivre les portions basipètes.

L'examen de préparation des limbes d'âge croissant nous éclaire de façon satisfaisante.

A. — La figure schématique 21, exécutée d'après un dessin trop compliqué pour trouver sa place ici, nous montre en pointe de la nervure médiane, ce fouillis d'éléments vasculaires, plus ou moins divergents, que la topographie nous présente comme un épanouissement des ramifications. Il représente, en réalité, les pointes basifuges de nombreuses unités conductrices apicales de 2e ordre à trachéides. Par ailleurs, sur d'autres unités de second ordre, de forme normale, des cordons de 3e ordre dessinent par le chevauchement plus ou moins important de leurs pointes basifuges, les mailles de 1re zone, du réticulum primaire. Puis d'autres cordons de 4e et 5e ordre ferment le circuit vasculaire en formant des alvéoles primaires périphériques de 2e zone.

Sur les cordons d'ordre *n* délimitant la face externe de ces dernières mailles apparaissent d'autres unités d'ordre *n* + *1*. Celles-ci, par leur partie basifuge seulement, dessinent la première ébauche de la nervure marginale. Ainsi s'orien-

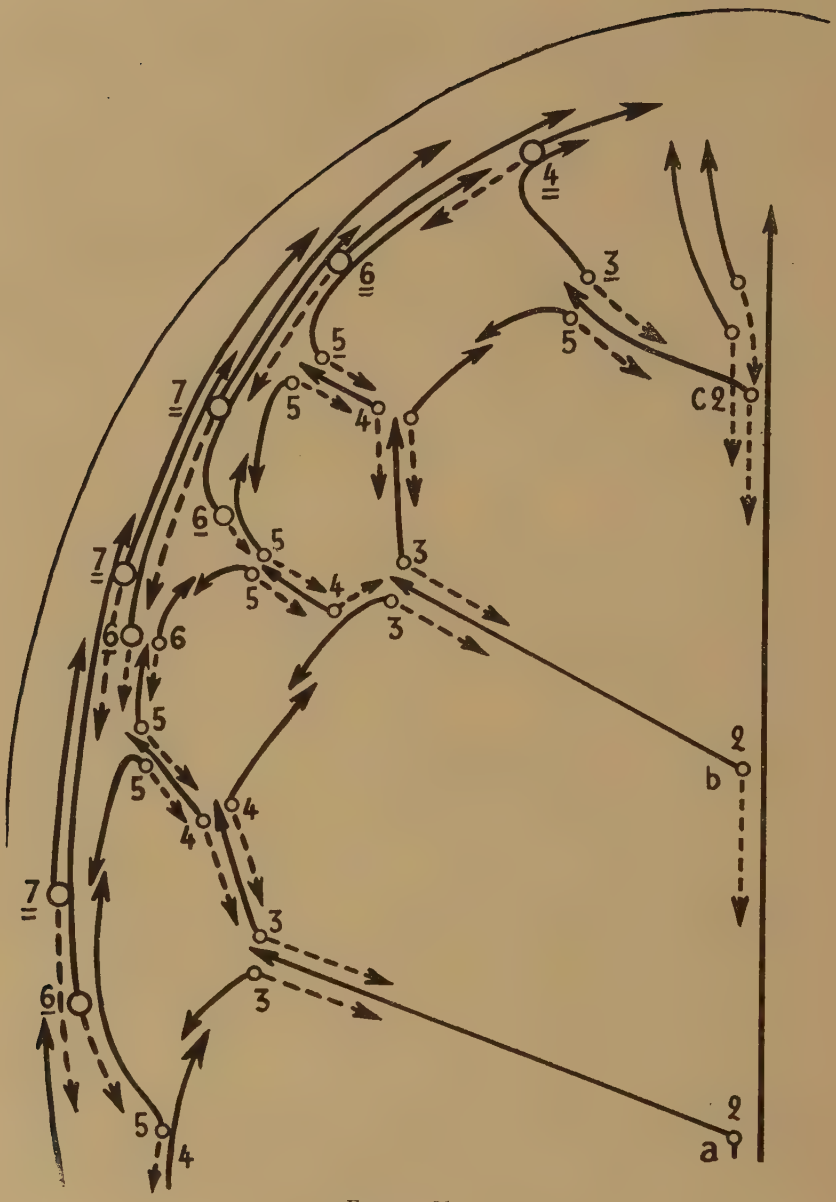

FIGURE 21.

Schéma montrant l'édification de la nervure marginale.

Le chiffre indique l'ordre de chaque cordon. Certains d'entre ceux-ci sont marginaux seulement par leurs éléments basifuges (6 souligné de 1 trait), d'autres sont entièrement marginaux (7 souligné de 2 traits).

tent un cordon de 3e ordre (*3* souligné d'un trait), inséré à la nervure de 2e ordre *c* et des cordons de 5e et 6e ordres (*5 - 6* soulignés d'un trait « *ramifications topographiques* » très indirectes des nervures de 2e ordre *a* ou *b*).

Comme on le voit, la subordination de ces cordons suit approximativement le même plan que dans la fermeture du circuit vasculaire. La différence essentielle réside, ici, dans le fait que les *portions basifuges des unités vasculaires nouvelles suivent, en jalonnant la nervure marginale, un trajet exclusivement orienté vers la pointe du lobe.* On n'y constate plus, du moins pour le moment, les chevauchements et l'opposition des parties basifuges de 2 unités s'affrontant en sens inverse, qui constituaient le processus dominant de la formation des alvéoles.

Par ailleurs, dans une deuxième phase sur la partie marginale basifuge de ces unités d'ordre $n + 1$, naissent d'autres cordons conducteurs d'ordre $n + 2$. Leur évolution de part et d'autre, *en amont et en aval de leur point initial empruntera le parcours marginal.* On observe alors la coexistence dans la nervure marginale d'éléments basipètes et d'éléments basifuges (*4 - 6 - 7* soulignés de 2 traits).

Néanmoins, *le retour, vers la base* de l'organe et de l'individu, de ces unités bordant le limbe, *n'emprunte pas un unique collecteur périphérique* analogue à une grosse nervure de premier ordre. C'est là précisément une des plus grandes difficultés d'observation et d'interprétation de la trachéogénèse marginale. La partie basipète de ces curieux cordons conducteurs, après avoir suivi un trajet marginal plus ou moins long, revient à la nervure de 1er ordre au pétiole et à la tige en se différenciant, le long des divers éléments dont l'agencement a fourni le réticulum primaire. On saisit dès lors l'inextricable complexité des faisceaux alvéolaires où s'opposent la portion basifuge de l'unité primitive (le pointement trachéal) et les portions basipètes d'unités périphériques. Et l'on voit bien combien est inexacte l'opinion de Bouvrain qui, voulant appliquer à la feuille la notion de point nodal, émet la prétention de n'y rencontrer que des éléments basifuges.

B. — Enfin, il nous reste à voir, à propos des nervures marginales, leur point de jonction dans le sinus interlobaire. Nous adressant à une feuille adulte (de 6 à 8 cm. de diamètre) nous observons, en ce point, la presque interruption ou l'extrême ténuité de la nervure bordant le limbe. La figure 22 montre comment s'y agencent les unités constitutives.

De l'extrême pointe de 2 cordons de 5e ordre (appartenant à 2 lobes voisins), se différencient respectivement par couples, 4 unités d'ordre numériquement supérieur. Dans le sinus interlobaire, 2 de ces unités ferment, par le processus clas-

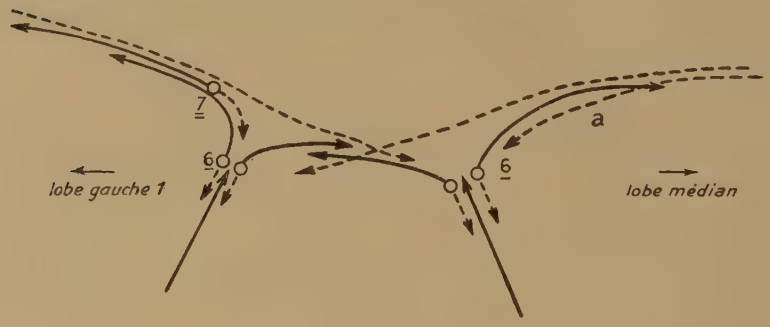

FIGURE 22.

Jonction de deux nervures marginales au niveau du sinus inter-lobaire.

sique, le circuit vasculaire d'une maille. A l'extérieur et vers le sommet de chacun des lobes, les 2 autres unités différencient leurs trachées basifuges dans la nervure marginale. En sens inverse de chacune de celles-ci « descendent » vers la tige les éléments basipètes d'unités dont le point nodal est situé plus ou moins loin en amont. Tel est le cas d'un cordon de 7e ordre (7) sur la partie gauche du dessin. Il représente, en quelque sorte, une ramification topographique de l'unité de 6e ordre sous-jacente proximale. Sur la partie droite, en *a*, le vaisseau basipète qui rejoint le système conducteur central paraît avoir pour origine un point initial (invisible sur la figure) mais incontestablement distal par rapport à l'unité d'ordre 6 le long de laquelle il poursuit sa différenciation vers la tige.

Il est beaucoup plus rare de voir les trachées basipètes de certaines unités à point initial plus ou moins distal, par rapport au sinus, franchir celui-ci pour se différencier le long

d'une formation qui semble appartenir topographiquement au lobe voisin. Ainsi s'explique l'édification entre éléments basipètes d'un *véritable chiasma* dont notre schéma offre un exemple très simple. D'une façon très générale, cette architecture semble réalisée dans 2 plans très voisins mais différents. L'intérêt que nous lui attachons est tout particulier si l'on songe qu'à la fermeture du circuit vasculaire, les parties basipètes d'unités différentes apportent également leur contribution en se croisant dans 2 directions opposées.

En résumé, le système vasculaire de la nervure marginale, malgré son homogénéité apparente, se révèle constitué à son tour par l'association et la coalescence plus ou moins parfaite d'unités vaculaires simples. Mais la subordination de celles-ci obéit à une modalité nouvelle.

1°) *La nervure marginale doit les premières étapes de sa formation à l'unique direction (vers l'apex du lobe) que prennent les élments basifuges de cordons conducteurs d'ordre* n *extra-réticulaires.*

2° *Dans la suite, son importance relative est tributaire de l'apparition d'unités d'ordre* n + 1 *formées sur les précédentes,* **et dont les 2 parties, basifuges et basipètes, empruntent le trajet marginal.**

3°) *Dans ce dernier cas, le retour vers le centre et la base de l'organe des éléments basipètes ne se fait pas par un collecteur unique mais par leur cheminement, après un parcours marginal assez bref, le long des unités qui ont formé le réticulum primaire de 2e puis de 1re zone.*

3° *LA GENÈSE DES MAILLES SECONDAIRES OU ALVÉOLES (RÉTICULUM SECONDAIRE).*

Les premières grandes mailles chez lesquelles se forme un système alvéolaire secondaire sont nécessairement celles de 1re zone (délimitées au moins sur un de leur côté par une nervure principale). Et parmi celles-ci, sont affectées avec priorité celles qui se localisent à la base du limbe dans le sinus de 2 nervures principales. Le réticulum secondaire se différencie ensuite de proche en proche dans les grosses

mailles échelonnées de part et d'autre, de la base au sommet de la nervure médiane. Le même phénomène se répète ensuite le long des nervures principales progressivement divergentes. Enfin, le réticulum de 2e zone est à son tour subdivisé. En résumé, le processus de formation d'un réseau secondaire à l'intérieur du primaire, obéit essentiellement, par rapport à l'organe, au principe de progression basifuge et nodifuge.

Conservant le même plan que précédemment, nous nous proposons d'étudier la formation des alvéoles secondaires dans le réticulum primaire de 1re zone, dans celui de 2e zone ensuite.

A. — **Formation du système alvéolaire secondaire dans le réseau primaire de première zone.**

Nous y verrons successivement son développement dans les mailles basales et dans les mailles supérieures.

a) *Dans les mailles basales.*

Une constatation d'un intérêt exceptionnel s'impose à propos de l'étude comparée des premières phases du phénomène dans les 2 mailles les plus inférieures disposées de part et d'autre de la nervure médiane.

A gauche (fig. 15) *une unité conductrice de 2e ordre* (et de 2e rang dans cet ordre) *lignifie ses éléments à partir d'un point initial adossé contre la nervure médiane. Dans la maille symétrique droite* (fig. 23) *le premier cordon conducteur vasculaire* (autre unité de 2e rang dans le 2e ordre) tout aussi bien caractérisé *ébauche son point nodal primordial, non pas systématiquement sur la nervure médiane, mais sur le tiers supérieur de la latérale droite voisine* (*1 Dr*).

Ceci concourt sans doute à vérifier *que certaines nervures secondaires naissent tardivement et s'intercalent entre les premières formées,* comme le constate De Candolle, à propos de la feuille de *Piper amplum* L. L'observation présente prouve que cette particularité topographique n'est donc pas l'apanage exclusif des feuilles pennées.

Mais la position et l'orientation différentes, dans les 2 mailles symétriques des unités premières qui s'y différencient, prend à notre avis, un sens autrement important. Elles nous montrent que *rien n'est changé dans le principe de*

l'organisation architectonique des 2 côtés symétriques de la nervure médiane.

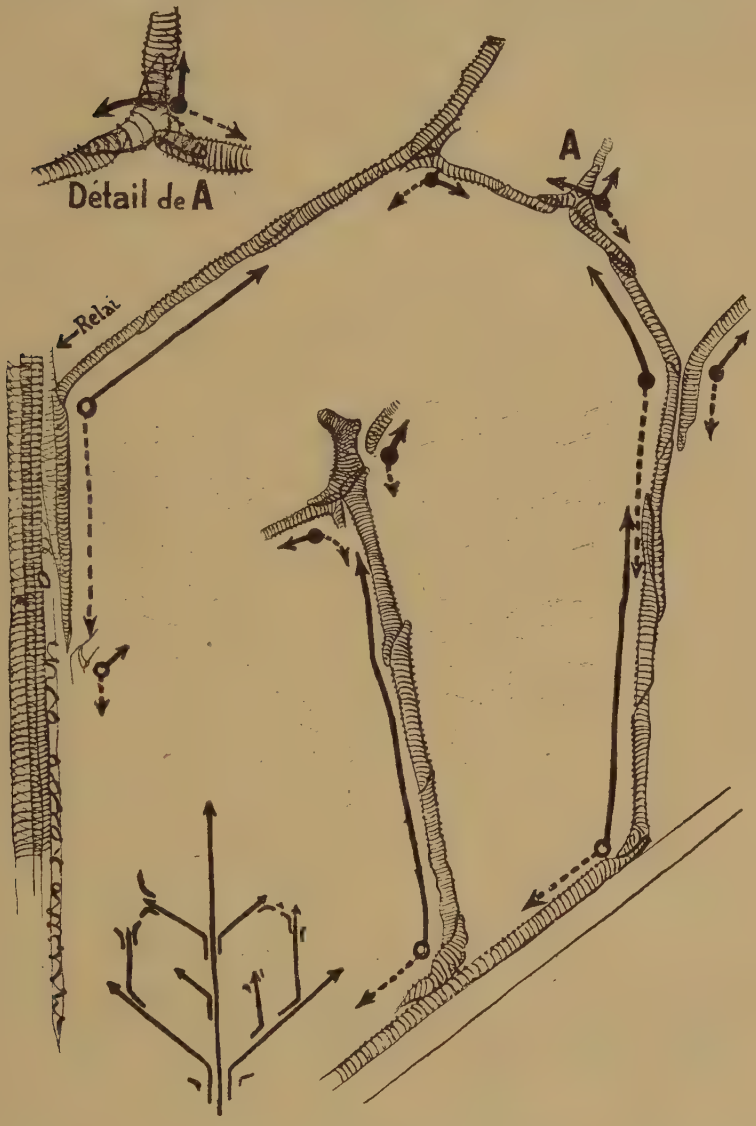

FIGURE 23.

Première étape de la trachéogénèse alvéolaire dans la maille primaire basale droite.

(Ce dessin est à comparer avec celui de la maille symétrique fig. 15). En bas, schéma de la trachéogénèse dans les deux mailles symétriques de la même feuille.

Dans la formation des unités de 2e ordre (de 1er rang) chez le jeune limbe, nous avons déjà noté que, dans la plupart des cas, pour cette région basolimbaire à gauche, le premier cordon s'insérait sur la nervure médiane ; à droite par contre, il se localisait sur la latérale *1*. Un tel comportement ne pouvait être rapporté à la formation nécessairement prioritaire du cordon de 2e ordre sur l'unité conductrice primaire la plus anciennement différenciée, ou si l'on préfère, du point de vue topographique, à la ramification prioritaire d'une nervure plus ancienne. Car alors, la nervure médiane étant incontestablement l'aînée aussi bien par rapport à sa voisine de droite que vis-à-vis de la latérale gauche, devait logiquement présenter sur *ses 2 côtés* des unités de 2e ordre « ramifications topographiques », avant que le même phénomène soit susceptible de se manifester sur les nervures latérales voisines.

Pour expliquer cette anomalie apparente, il nous semblait donc permis de faire intervenir la notion d'unités morphologiques secondaires correspondantes, et gouvernant indubitablement la trachéogénèse.

A gauche, les unités morphologiques de 2e ordre (lobules indissociés) formées sur l'unité de 1er ordre (lobe nettement individualisé) sont plus développées sur l'unité primaire latérale. A droite, on constatait le contraire. Nous admettions même une inhibition ou un ralentissement dans le développement d'une individualité morphologique, par la croissance plus avancée de l'unité formée vis-à-vis. Malgré la part d'hypothèse qui revenait à cette explication, il semble bien que l'observation présente concourt à l'étayer d'un argument nouveau. S'il n'en était pas ainsi, comment expliquer que le phénomène puisse encore, chez une feuille organisée, *se manifester dans des conditions identiques, à propos de la formation d'unités tardives de même ordre mais de 2e rang ?*

En effet, si l'on veut considérer tout l'appareil libéro-ligneux foliaire, comme un système obéissant à un principe de simple ramification basifuge ; *si l'on veut assimiler la feuille à une unité, voire à une simple partie de l'unité constitutive,* ou encore à l'un des membres de la plante, *il est vraisemblable d'admettre que l'homogénéité du tissu internervulaire et l'uniformité dans la disposition symétrique des ramifications, doivent être atteintes dès l'instant que le limbe se trouve libéré de la compression gemmaire.*

Si celle-ci pouvait à la rigueur expliquer l'anomalie signalée

à propos de l'insertion des nervures de 2e ordre (1er rang), il semblerait paradoxal de la voir agir à longue échéance sur la priorité d'apparition et la direction des ramuscules (nervures de 2e ordre mais de 2e rang très tardives et exceptionnellement réduites).

La conservation de l'anomalie primitive nous traduit au contraire l'*hétérogénéité constitutive du tissu intra-réticulaire et la présence de lobules indissociables, mais véritables entités soudées entre elles, possédant une morphogénèse et une trachéogénèse essentiellement autonomes.*

Enfin, et surtout, elle révèle encore chez ces tardives unités susceptibles d'inhiber ou de ralentir leur développement mutuel, une singulière *inter-concurrence pour l'espace vital.*

Par ailleurs, l'étude de détail de ces unités subséquentes de 2e ordre et intra-réticulaires ne nous apprend rien que nous ne connaissions déjà à propos de leurs aînées de rang supérieur. A partir de leur point initial, la différenciation nodifuge, plus rapide en amont, atteint et dépasse le milieu de la maille, et s'ébauche lentement en aval, par un élément progressivement estompé.

On observera dans le sinus gauche (fig. 15) le mécanisme de la fermeture d'une alvéole au sein de la grande maille du réseau. Sur une tardive unité de 2e ordre ($2^{(2)}$) insérée le long de la latérale gauche (*L 1 gh*) se forment 2 cordons couplés de 3e ordre, soudés par leur portion basipète. De leurs 2 parties basifuges libres, l'une prend la direction perpendiculaire vers l'extérieur de l'alvéole, l'autre, dont l'orientation ne change pas, contribue à la fermeture du circuit vasculaire.

Son extrémité suit un trajet inverse de celui de la portion basipète d'une unité tertiaire ($3^{(1)}$ *g*) très dégradée par son point initial épaté, inséré lui-même sur l'unité de 2e ordre la plus anciennement formée (série *1* contre la nervure médiane). Il est à noter que jusqu'ici, dans la pointe du sinus, l'alvéole secondaire est construite sur un type stritement identique à la maille primaire.

Par la suite, une nouvelle unité vasculaire apparaît ; mais, incomplète, ne délimite pas encore une alvéole. En prolongement du cordon ($2^{(1)}$), son point initial de toute différenciation, ne paraît plus être nodal ni adossé contre une unité plus ancienne. Cependant, à partir de cette base de départ, la différenciation progresse toujours dans les deux directions.

Ce phénomène sera relativement fréquent dans la construction du réseau alvéolaire secondaire. Il s'agit d'une entité de 3e ordre (*3* [1]), *très accélérée, et isolée à quelque distance de l'unité de 2e ordre primitive* (*2* [1]).

A droite de la nervure médiane (fig. 23) le processus est totalement différent. A l'extrémité basifuge de l'unique cordon intra-réticulaire et sur une grande trachéide arquée (forme très dégradée d'une unité réduite à son point initial) s'appuient, de part et d'autre et à des hauteurs différentes, 2 points initiaux typiques. Par leurs parties basifuges, ils se dirigent respectivement à gauche vers la nervure médiane, à droite vers la partie supéro-externe de la maille. De la périphérie de celle-ci, aucun autre cordon ne paraît s'ébaucher sinon contre la nervure médiane une construction très délicate ne présentant aucune trace de lignification, mais qui, par sa forme et l'orientation des cellules épidermiques susjacentes, paraît correspondre à l'ébauche d'un point nodal.

Par la suite, les stades ultérieurs de la formation du réticulum secondaire chez les mailles basales ne présentent plus un intérêt exceptionnel. La trachéogénèse s'y révèle, dans son principe, identique à celle que l'on observe et que nous allons décrire au sein des mailles supérieures de 1re zone.

b) *Dans les mailles supérieures.*

Dans les mailles supérieures échelonnées de part et d'autre de la nervure médiane, la délimitation des alvéoles secondaires obéit à divers procédés.

Elle est obtenue très rarement par le développement d'un ensemble de cordons vasculaires formés sur la périphérie et convergeant vers la zone centrale.

Assez généralement, elle provient de la différenciation divergente d'unités formées sur un premier cordon intra-réticulaire.

Mais, le plus fréquemment, on observe une combinaison assez complexe des 2 procédés (1). De toutes façons, il existe

(1) Nous appelons cordons ou systèmes convergents l'ensemble d'unités vasculaires qui, insérées par leurs points initiaux sur la périphérie de la grande maille, convergent vers le centre de celles-ci par leurs parties basifuges.

Nous réservons la qualification de systèmes divergents à un ensemble d'unités élémentaires qui se subordonnent en arbuscules ramifié dans le centre de la maille. Ces unités divergent du centre vers la périphérie de la maille primaire.

plusieurs échelons de cordons subordonnés ; deux unités périphériques, opposées et se dirigeant l'une vers l'autre, ne sont pas susceptibles de fermer directement le circuit vasculaire.

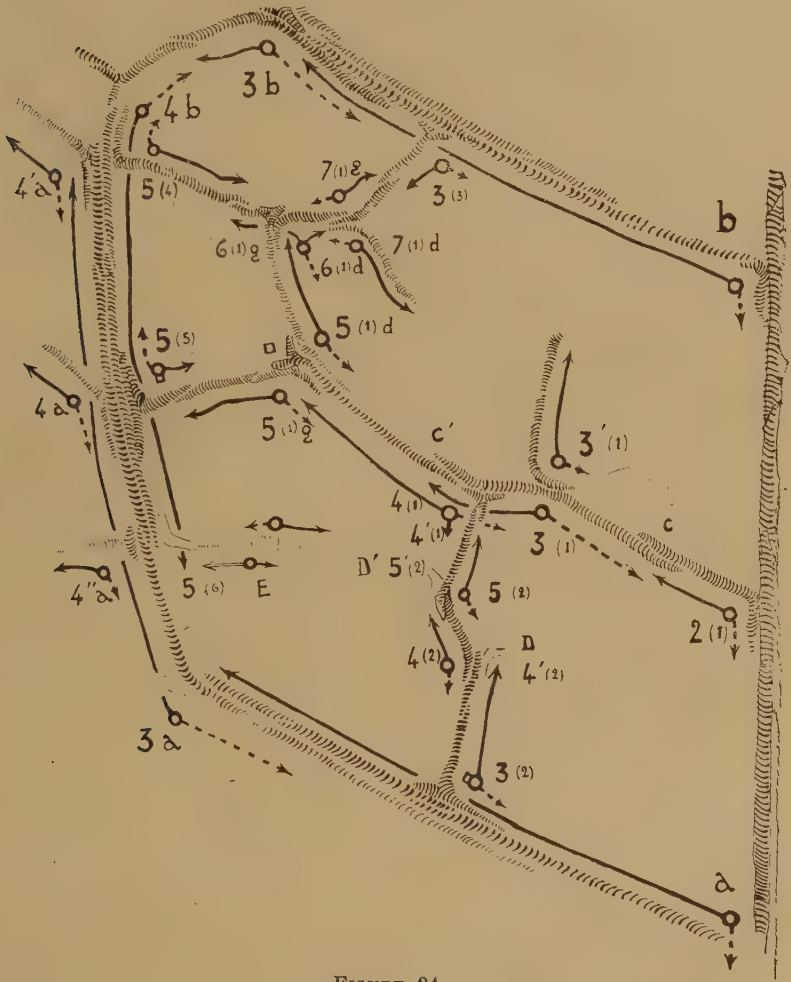

FIGURE 24.

Formation du réseau secondaire (alvéolaire) dans la maille sus-basale gauche.

La figure 24 montre effectivement la maille sus-basale gauche ; celle-ci est délimitée à droite par la nervure médiane, en bas par la nervure de 2e ordre *a*, dans sa partie supérieure par la nervure de 2e ordre *b*, et du côté périphérique par les parties basifuges,

opposées sur une longueur appréciable de leur trajet, de cordons conducteurs de 3e et 4e ordre qui contribuent à fermer la grande maille.

Une première unité conductrice plus étirée que les autres s'y est primitivement différenciée (*2* (1)) : insérée à droite sur la nervure médiane (donc véritable unité de 2e ordre) elle paraît atteindre approximativement le centre de la maille par sa partie basifuge. En réalité, une unité de 3e ordre s'est déjà formée dans son prolongement. Ses éléments basipètes affrontent et croisent les trachées basifuges du cordon de 2e ordre en *c*.

Par ailleurs, au niveau du point initial de l'unité de 3e ordre (*3* (1)) une unité symétrique de même ordre (*3'* (1)) plus tardive, dirige ses cellules ligneuses basifuges perpendiculairement vers la face supérieure de la grande maille. Lui faisant suite, une double ligne (en pointillé) jalonne l'emplacement d'une unité conductrice non lignifiée et qui, partie de la nervure *b*, participera à la fermeture d'une alvéole secondaire dans la région supérieure droite de la grande maille primaire.

Le prolongement du cordon conducteur (*3* (1)) est occupé par une nouvelle série de trachées. La région de raccordement en *c'* permet, en la dissociant, de l'identifier comme appartenant à une unité conductrice de 4e ordre (*4* (1)), à l'extrémité de laquelle se différencient les points initiaux couplés de 2 cordons de 5e ordre : (*5* (1) *d*) et (*5* (1) *g*). L'un de ces deux (*5* (1) *g*) contribue à fermer une alvéole en opposant sa partie basipète en *c''* à celle d'un cordon périphérique (*5* (5)) *dont la partie basipète paraît s'orienter vers la pointe de la feuille* (nous y reviendrons en temps voulu). L'autre (*5* (1) *d*) dirige vers la partie supérieure de la maille ses cellules vasculaires basifuges (1). A leur extrémité, s'insère à gauche une unité de 6e ordre (*6* (1) *g*), exceptionnellement réduite et dont le point initial combiné au relais d'une unité de 7e ordre dessine une cellule tripole caractéristique.

Les pointes basifuges des cordons (*6* (1) *g*) et (*5* (4)), (ce dernier d'origine périphérique), délimitent en se juxtaposant par biseau une nouvelle alvéole.

D'autre part, symétriquement, l'unité vasculaire (*6* (1) *d*) s'infléchit vers la nervure médiane et donne encore à ses extrémités 2 ramifications topographiques. Il s'agit en réalité de cordons de 7e ordre (*7* (1) *d*) et (*7* (1) *g*). Le premier dirige ses éléments basifuges vers le centre de la maille, le second semble prolonger les siens jusqu'à la nervure *b*.

En vérité on observe en *i* leur chevauchement avec la partie basifuge de l'unité conductrice (*3* (3)) fortement dégradée (2). Ainsi se dessine une nouvelle alvéole secondaire dans la région supérieure gauche de la maille primaire.

(1) Entre les unités (*5* (*1*) *d*) et (*5* (*1*) *g*), se forme tardivement une cellule trigone, combinaison dégradée de 2 points relais.

(2) Rappelons que son point initial, écrasé sur la nervure où il prend naissance, correspond à la forme très dégradée de la combinaison d'un relai et d'un point initial.

Dans la partie inférieure de celle-ci, s'insère un cordon de 3e ordre (*3* (2)) dont le point initial combiné en *Y* avec un relai poursuit en amont et en aval sa différenciation nodifuge. Son changement de direction en *D* correspond à la naissance d'une unité de 4e ordre d'où se détache à un nouveau coude *D'*, une unité de 5e ordre. Celle-ci se dirige sans l'atteindre vers le cordon *3* (1).

Le contact ultérieurement réalisé s'établira par une cellule trigone : cette construction en *Y* (actuellement non lignifiée) combine 2 points initiaux d'unités de 4e ordre (*4* (1)) et (*4'* (1)), particulièrement dégradés et formés sur le cordon (*3* (1)).

Une nouvelle alvéole inférieure dans la zone droite de la grande maille est alors délimitée. Néanmoins, il semble bien que en *D* une cellule trigone naissante, très stylisée, combinant le point initial d'un cordon (*4'* (2)) et le relai de l'unité conductrice (*5* (2)) ébauche la subdivision de la présente alvéole en 2 mailles plus réduites.

Une curieuse construction reste à interpréter dans la région inférieure gauche du réseau primaire. Il s'agit en *E* de la présence d'éléments associés en biseau particulièrement effilé et amorçant, l'un une différenciation ligneuse vers la périphérie de la maille en (*5* (6)), l'autre, vers le centre (vers *D'*). *Il apparaît incontestablement que la première ébauche de différenciation ligneuse de ce système n'est ici nullement nodale.* Nous avons eu l'occasion de constater le phénomène dans la formation des cordons conducteurs correspondant aux lobes primaires les plus divergents, et nous verrons plus loin sa fréquence chez *Periploca Graecca*. Il ne doit donc en rien nous étonner dans la formation du réticulum, dès l'instant où nous retrouvons des unités conductrices élémentaires. Néanmoins, l'architecture réalisée en *E* constitue une acquisition nouvelle. A notre avis, elle représente, non point un seul, mais deux cordons vasculaires ébauchés tous deux initialement dans leur partie apicale extrême, et dont les points initiaux normaux et nodaux seraient respectivement situés en (*5* (6)) et en (*5* (2)).

La fréquence de telles observations nous oblige à exprimer une fois encore, contrairement à ce que nous croyions sur ce sujet, il y a 6 ans, que *dans un cordon conducteur, non seulement la qualité de point initial n'est pas exclusivement l'apanage de tel ou tel nœud, mais encore que la région internodale supérieure souvent, et même sa pointe extrême, peuvent être initialement affectées.* Il en résulte que de tels cordons sont caractérisés ultérieurement par une différenciation presqu'exclusivement basipète.

Peut-on prétendre alors à la ramification d'un appareil libéro-ligneux foliaire ? Et comment Bouvrain pourra-t-il soutenir qu'en amont du point fixe de la feuille dont il prétend avoir démontré et connaître la complexité, les différenciations sont surtout basifuges ?

En résumé, dans le cas présent, les cordons *2-3-4-5-6-7* de la série (*1*) s'échelonnent en dessinant topographiquement un arbuscule. Celui-ci occupe, depuis la nervure médiane, les 4/5e du grand diamètre de la maille. Après avoir formé des rameaux divergents, il se recourbe en crosse épinaste à son extrémité. Dans la région inférieure, les cordons d'ordre *3-4-5* dans la série (*2*) se subordonnent à partir de la nervure *a* et trouvent de la même façon un appareil divergent plus réduit. Des unités de la 3e, 4e, 5e et 6e série, ((*3*) - (*4*), etc...), formées sur la périphérie et convergeant vers le centre, contribuent à fermer les alvéoles.

Avant de clore ce chapitre, qu'il nous soit permis d'attirer l'attention du lecteur sur l'orientation que prennent les éléments basipètes des unités *5* (4), *5* (5) et *5* (6) (localisées à l'intérieur de la maille). Par rapport à l'organe, ils semblent se diriger vers l'apex. D'autre part, si nous leur comparons les cordons (extérieurs par rapport à la maille) portant la notation *4 a*, *4' a*, *4'' a*, leurs éléments basipètes se dirigent en sens inverse, vers la base de la feuille.

On éprouve quelque embarras à les interpréter et l'on conçoit que l'observateur non prévenu soit tenté, en face de telles constatations, de conclure en la présence de vaisseaux de raccord.

Il n'en est rien ; ces formations gardent une valeur unitaire. Car si l'on a suivi la trachéogénèse de la grande maille, les cordons *4 b* (venant d'en haut) et *3 a* (venant d'en bas) à qui a été dévolue la fermeture du circuit, *ont poursuivi leur croissance basifuge côte à côte, mais en direction opposée, pendant un certain temps.*

Dès lors, il devient normal que la différenciation basipète (vers la tige et la racine) se réalise par l'intermédiaire de la nervure *b* (supérieure) pour les cordons *5* (4), *5* (5), *5* (6), car ils sont « insérés » sur *4 b*.

Parallèlement, il devient logique que les parties basipètes des unités *4 a*, *4' a* et *4'' a* (ramifications topographiques de *3 a*) empruntent le parcours de la nervure inférieure *a*.

Nulle image mieux que celle-ci ne paraît devoir prouver définitivement l'opposition des parties basifuges des cordons extrêmes dans le mécanisme de la fermeture des mailles.

Bien mieux, une acquisition nouvelle nous est permise à leur sujet ; *ces unités composantes, conservant leur autonomie, sont susceptibles de poursuivre leur développement en se chevauchant et de donner naissance à des individus nouveaux.*

B. — Formation du système alvéolaire secondaire dans le réseau primaire de deuxième zone.

Nous ne nous étendrons pas sur le détail de la trachéogénèse qui aboutit à la subdivision des mailles périphériques de 2e zone en alvéoles secondaires. Il obéit à un principe identique.

Mais les phénomènes d'accélération y prennent une importance grandissante, et participent à la construction de figures, telles que chiasmas ou étoiles, plus ou moins ramifiées, apparemment incompatibles avec les notions acquises jusqu'ici.

Notre but est d'en donner, dès à présent, une interprétation.

Nous avons eu, à plusieurs reprises, l'occasion de signaler des phénomènes d'accélération dans la formation d'unités successives. Avant qu'une unité d'ordre n ait terminé sa différenciation, d'autres unités d'ordre $n + 1$ (futures ramifications topographiques) ont déjà ébauché la leur et paraissent, dès lors, s'isoler de tout élément conducteur sous-jacent. Nous nous trouvons ici en présence d'un processus de la même essence que celui décrit par Chauveaud dans la subordination des Phyllorhizes successives chez *Iberis umbellata L.* [44].

Lorsque dans la constitution d'un système alvéolaire secondaire, ce phénomène intervient, affectant 2 séries différentes d'unités subordonnées en arbuscules divergents, il contribue souvent à donner des architectures exceptionnellement compliquées et apparemment ininterprétables.

La figure 25 en offre un exemple relativement simple, car nous le surprenons aux toutes premières phases de son apparition.

Au centre de la maille est dessiné un confluent à 4 bran-

ches. Il existe ici, en réalité, deux séries différentes chez lesquelles les unités d'ordre $n + 1$ se forment et divergent à partir d'autres entités basales d'ordre n. Ce sont, à droite et dans la partie supérieure, la série (2), l'autre, la série (4).

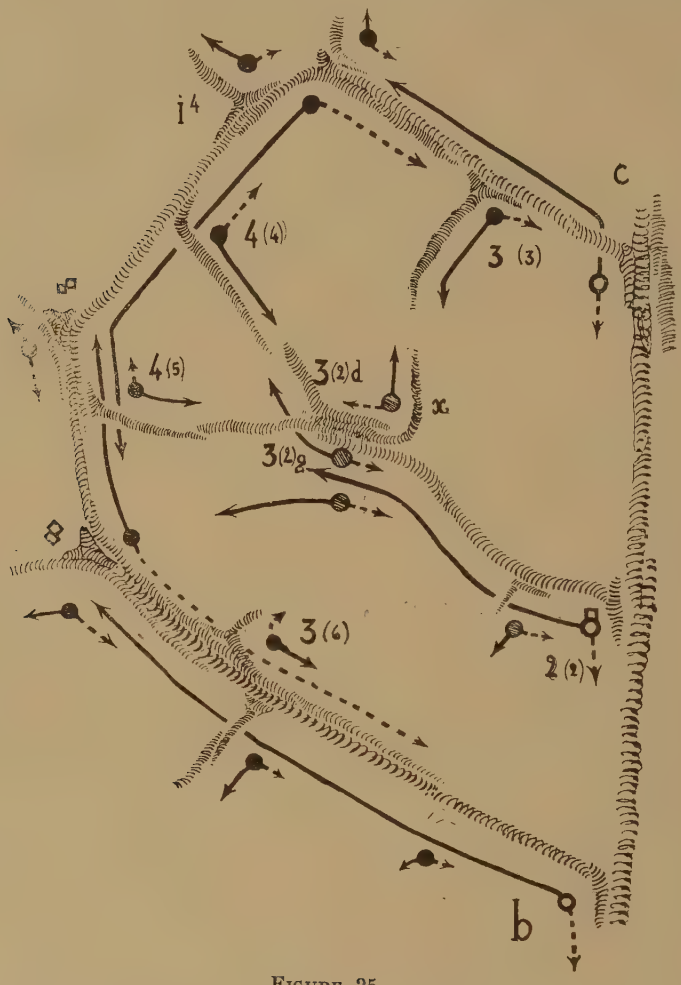

FIGURE 25.

Confluent multipolaire au cours de la formation du réseau secondaire. Le vaisseau X doit être interprété comme appartenant à un cordon très accéléré différencié au sommet de 4 (4).

Dans la première, un cordon conducteur de 2e ordre et 2e rang (2 (2)) atteint par son extrémité basifuge le centre de la maille. En ce point et vers la périphérie de celle-ci, se

différencient, appartenant à la même série, 2 unités couplées de 3e ordre (*3* (2) *d* et *g*). En s'opposant respectivement par leurs points basifuges aux extrémités amont des unités convergentes (*4* (5) et *4* (4)), elles contribuent à dessiner les côtés de 3 alvéoles secondaires.

Par contre, au-dessous du point initial de l'unité *3* (2) *d*, paraît se différencier en sens inverse une dernière file de vaisseaux (*x*) qui, (4 branche de l'étoile), prend la direction d'un cordon vasculaire *3* (3), inséré par un point initial typique sur la face apico-supérieure de la maille primaire. Son interprétation est embarrassante, car son orientation ne nous autorise pas à la considérer comme une « émanation » de la série *2*, c'est-à-dire comme une ramification topographique du cordon *2* (2).

A notre sens, cette file vasculaire, plus récente et moins étirée, se prête à deux interprétations différentes :

1°) Elle pourrait représenter une unité de 4e ordre appartenant à la série (*3*). Exceptionnellement accélérée, sa différenciation se serait alors opérée avant que se soit terminée l'évolution du cordon ligneux *3* (3) sur la partie basifuge duquel elle serait, pour l'instant, virtuellement insérée.

Une telle interprétation n'est pas seulement logique, elle correspond apparemment aux faits et se trouve partiellement vérifiée par la position du cordon conducteur *x sur un plan différent*, sensiblement plus profond que celui des unités couplées *3* (2) *d* et *g*, et du vaisseau basifuge *2* (2).

Dans ces conditions, cette architecture nouvelle nous offrirait un nouveau mode de fermeture du circuit vasculaire alvéolaire, par terminaison de l'élément apical d'un cordon ligneux récent, sur un confluent relativement plus ancien.

Néanmoins, pour séduisante que paraisse cette solution, elle ne saurait nous satisfaire entièrement, précisément à cause de la singularité du mécanisme de fermeture du circuit qu'elle comporte.

2°) La file unisériée de trachées *x* pourrait tout aussi bien, selon nous, représenter un cordon vasculaire de 5e ordre, appartenant à la série (*4*). *Exceptionnellement accéléré*, il se différencie bien avant que l'unité précédente *4* (4) ait terminé son évolution. Ce qui surprend apparemment dans cette interprétation est, dans ces conditions, la position de l'unité incriminée au-delà des cordons conducteurs *3* (2) jumelés.

Mais n'avons-nous pas suffisamment démontré, dans la formation du réticulum primaire, l'importance exceptionnelle du chevauchement des parties basifuges de 2 cordons opposés et n'avons-nous pas signalé (fig. 24), la présence d'unités d'ordre $n + 1$, formées respectivement sur les parties basifuges chevauchées de ces cordons d'ordre n (voir fig. 26 A). Le phénomène est de la même essence dans le cas présent, *il n'en diffère que par une accélération exceptionnelle dans la formation de l'unité nouvelle* (voir fig. 26 B).

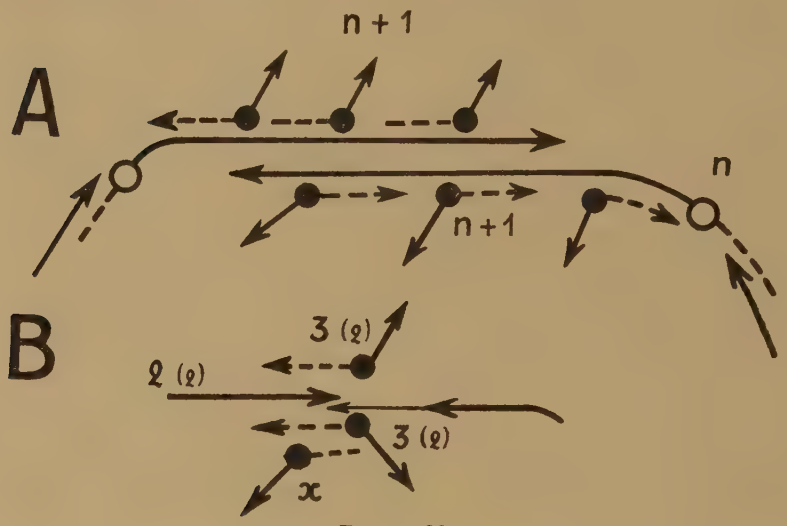

FIGURE 26.

Schéma expliquant :

A. Dans la région de vérouillage d'une maille primaire la formation d'unités conductrices ($n + 1$), d'orientations différentes.

B. Les confluents multipolaires et leur isolement possible (par accélération).

C. — Les dernières phases de la formation du système alvéolaire secondaire. Sa subdivision avant l'émission des ramuscules libres.

Dans la subdivision du système alvéolaire secondaire, il semble bien que les unités élémentaires, en se subordonnant les unes sur les autres à partir d'un premier cordon intra-alvéolaire, construisent *un important système divergent.*

Par ailleurs, de la périphérie, convergent encore quelques

rares cordons *très réduits*. Nous les avons appelés « *unités convergentes* ». Quelques mailles peuvent, dès lors, se fermer par chevauchement d'éléments basifuges entre cordons terminaux, appartenant au système divergent, et unités convergentes.

Mais ce processus, classique jusqu'ici, devient désormais exceptionnel.

Les pointes basifuges des cordons associés en système divergent *paraissent entrer directement en contact avec le système ligneux plus ancien* de la périphérie de la maille. Leurs cellules terminales s'y écrasent, en formant une sorte de semelle ou de buttoir (fig. 27).

Nous avons été tenté de considérer cette *figure comme un édifice particulièrement dégradé*, combinant le point initial d'un cordon conducteur d'ordre *n*, avec le relai d'une unité très voisine d'ordre *n* + *1*, ou de rang suivant dans le même ordre. Cependant, l'absence d'un chevauchement voisin, voire même d'un simple biseau, semble nous interdire de donner suite à cette hypothèse. *Il faut donc accepter que quelques ramuscules puissent se terminer désormais ainsi, non librement, mais en butant contre des éléments vasculaires anciens.* C'est avouer, dès lors, que les unités conductrices auxquelles ils correspondent, peuvent acquérir, au moins dans leur partie basifuge terminale, une valeur physiologique bien établie, *celle d'éléments de conjonction.*

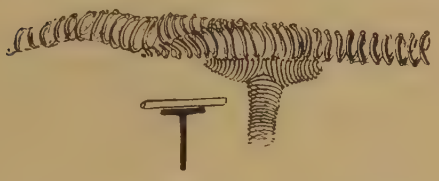

FIGURE 27.
Terminaison en « buttoir » des éléments basifuges d'un cordon alvéolaire.

Il n'empêche que leur point initial et, à partir de ce point, le restant de leur construction obéissent à une organisation typiquement nodifuge.

Tel est le premier exemple, désormais très fréquent de dégradation partielle et apicale, d'une unité vasculaire dans la subdivision des systèmes alvéolaires secondaires. Ainsi se réalise un nouveau processus de fermeture du circuit vasculaire.

D'autre part, ce comportement, avec la disparition croissante des unités périphériques convergentes, nous révèle que l'on s'achemine rapidement vers l'édification de ramuscules terminés librement dans l'alvéole.

Les confluents multipolaires dans les dernières subdivisions du réticulum secondaire.

La terminaison en semelle, ou en buttoir, ne paraît pas être l'apanage exclusif des extrémités basifuges d'unités d'ordre inférieur récentes, affrontant latéralement des éléments vasculaires appartenant à un cordon ancien et d'ordre hiérarchiquement élevé. Les phases ultimes de la fermeture du circuit vasculaire, avant la formation de ramuscules libres, nous offrent d'observer couramment le même phénomène *entre unités de même degré*. Les pointes basifuges de cordons opposés s'affrontent alors, sans se contourner ni se chevaucher ; elles *s'écrasent l'une contre l'autre* par leurs éléments dilatés et ampulés. Ainsi, figure 28, peut-on voir se heurter de front, sans se fusionner un cordon de 4e ordre, série *1*, (*4* (1)), et une unité de même ordre de la série *2*, (*4* (2)).

Cette constatation présente une valeur exceptionnelle, car elle nous achemine vers un processus de *dégradation croissante qui paraît affecter spécifiquement les extrémités apicales basifuges d'unités vasculaires d'ordre hiérarchiquement inférieur.*

D'autre part, on conçoit que le point d'insertion de nouvelles unités vasculaires sur ces extrémités « *buttoirs* » puisse donner des images de confluents multipolaires simples au départ, mais rapidement inextricables par la suite. La même figure nous permet d'envisager la formation de deux branches supérieures et inférieures de l'étoile comme le résultat de la différenciation nodifuge des unités *5 d*, série *2* (*5* (2) *d*) et *5*, série *1* (*5* (1)). Tout se passe comme si le confluent tétrapolaire correspond au point de rencontre de deux séries divergentes.

Enfin, elle nous donne la possibilité, surtout, d'entrevoir la complexité croissante de l'édifice par la formation d'une cellule en chausson particulièrement allongée. Sa signification anatomo-physiologique de raccord n'échappe à personne ; néanmoins, elle correspond indubitablement à un cordon vasculaire de 5e ordre (*5* (2) *g*) inséré sur *4* (2).

Nous possédons donc ici une explication et une preuve de la nature ontogénique primitive de ces éléments qui, déjà étudiés, et désignés par Nathan, sous le nom de cellules en chausson, s'infiltrent dans l'angle aigu d'un confluent en modifient le dessin et le rendent rapidement inextricable.

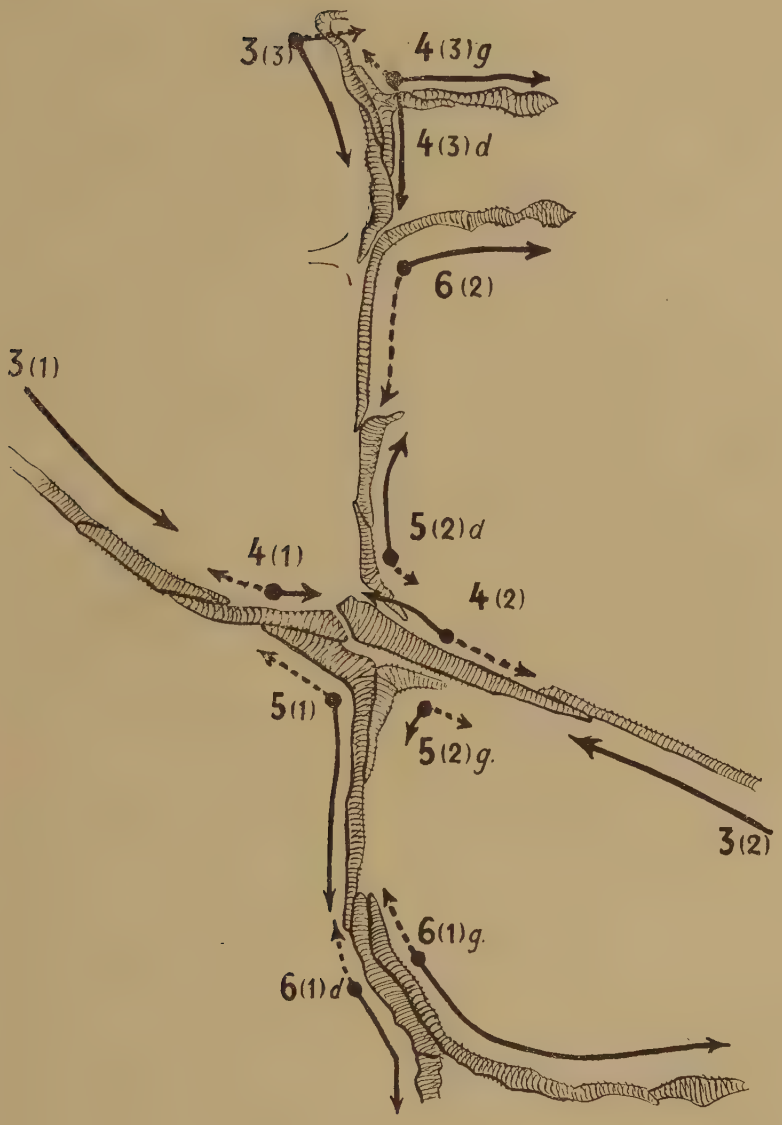

FIGURE 28.

La trachéogénèse alvéolaire avant l'émission des ramuscules libres.

Enfin, deux observations s'imposent encore à l'examen de la figure 28 :

a) La partie basipète des cordons élémentaires successifs se développe de moins en moins.

b) Ces unités ne sont plus rigoureusement localisées dans le même plan.

CONCLUSIONS RELATIVES AU RÉSEAU SECONDAIRE.

La formation du système conducteur alvéolaire dans les mailles primaires doit s'interpréter de bout en bout, comme le résultat d'une association de cordons vasculaires simples, représentant des unités de plus en plus réduites.

A. — Dans le réticulum de première zone.

1°) *Au sein des mailles de 1re zone, leur subordination obéit à un double processus :*

a) *Les premiers cordons conducteurs intra-réticulaires apparaissent inévitablement sur le côté interne (le plus ancien) ou sur la face basale de la maille.*

Ils forment généralement un système divergent prenant l'aspect d'une branche abondamment ramifiée, par suite de l'échelonnement sur un premier cordon, d'unités d'ordres hiérarchiquement inférieurs.

b) *Les dernières unités vasculaires, souvent atypiques, apparaissent plus tardivement et par unités sur les faces supérieures et périphériques de la maille.*

Peu développées, elles forment, dans leur ensemble, des systèmes convergents.

c) *Le* **raccord** *entre un cordon convergent et une unité divergente se dirigeant l'un vers l'autre obéit au principe* **du chevauchement de leurs parties basifuges respectives. Il n'existe pas entre eux de fusion ni d'anastomose.** *Le circuit vasculaire est fermé, (comme précédemment pour les grandes mailles) par un biseau mal ajusté.*

2°) *Le voisinage des unités dans le temps et l'espace (en particulier dans la série divergente) et leur formation par couple conduisent à l'édification de nombreuses cellules trigones ; elles représentent :*

a) *Soit la combinaison des points initiaux de deux unités couplées et différenciées dans le même temps ;*

b) *Soit la fusion de deux relais. Dans ce cas, les cellules trigones apparaissent tardivement et laisseraient faussement croire qu'elles ne sont là que pour renforcer l'angle de divergence de deux systèmes conducteurs* (fig. 25, à gauche du réseau).

Mais ces architectures subissent une dégradation progressive qui les achemine vers le moment où elles ne présentent plus qu'une image vestigiale des constructions normales.

3°) *Parmi les derniers formés, certains cordons élémentaires sont caractérisés par un étonnant degré d'accélération. Celle-ci peut se traduire par l'apparition d'une ébauche de différenciation isolée et supra nodale, c'est-à-dire située au-dessus du dernier point nodal du système.*

Cette constatation vérifie que **la sélectivité nodale ne doit point être considérée comme l'origine réelle, mais comme une manifestation fréquente de la lignification initiale d'un cordon.**

4° *La correspondance morphologique des unités conductrices nous est encore révélée par l'apparition des premières formations vasculaires intraréticulaires des mailles basales, en un point différent, suivant que l'on considère le côté droit ou gauche de la nervure médiane.* **Elle trahit une inter-compétition des unités voisines et opposées dans leur développement respectif.**

Dès lors, si l'on admet comme démontrée cette équivalence morphologique, il faut en conclure que, à l'instar de leurs cordons vasculaires, les unités morphologiques, d'ordre numériquement croissant, sont de plus en plus dégradées.

B. — Au sein des mailles de seconde zone.

Le processus est identique dans le réticulum de 2e zone, mais il révèle une condensation et une dégradation plus poussée.

1° *Dans la région « de verrouillage » de l'alvéole, chacun des cordons opposés d'ordre* n *peut, sur sa partie basifuge, donner naissance à de nouvelles unités d'ordre* n + 1.

2° *On conçoit, dès lors, que celles-ci, condenséees sur une surface réduite, puissent contribuer à donner, par leur ensemble, des édifices apparamment complexes et inextricables, tels que* **chiasmas, étoiles multipolaires.**

3° *Par suite d'un* **phénomène d'accélération de plus en plus fréquent,** *ces unités se formant avant que les précédentes aient terminé leur évolution,* **l'architecture multipolaire peut s'isoler.**

4° *Enfin, une notion se fait jour quant à l'évolution des cordons, dès l'instant qu'on aborde un ordre élevé (numérique-*

ment), **leurs éléments basipètes se développent de moins en moins.**

C. — Avant l'émission des ramuscules libres.

Les ultimes phases de la subdivision du système alvéolaire secondaire nous révèlent toujours la présence exclusive d'éléments appartenant à divers cordons conducteurs.

Ceux-ci se subordonnent entre eux sur un ou plusieurs systèmes divergents, **tandis que l'on voit progressivement disparaître les unités convergeant de la périphérie vers le centre.**

Il en résulte que :

1° **On n'assiste plus qu'exceptionnellement à l'opposition et au chevauchement des trachées basifuges entre cordons convergent et divergent.**

2°) *Le découpage de la maille en secteurs plus réduits devient alors l'apanage exclusif du développement des cordons subordonnés en arbuscules ramifiés.*

Dans ces conditions :

a) *On observe leur croissance du centre vers la périphérie et* **l'écrasement contre celle-ci de leur élément basifuge** *terminal. Il se transforme* **en cellule buttoir.**

b) *Dans le cas où deux systèmes divergents s'affrontent au centre d'une maille, la zone de jonction est désormais caractérisée par* **l'écrasement** *et* **non le chevauchement** *des pointes basifuges de deux cordons élémentaires opposés.*

Comme sur ces extrémités buttoirs peuvent se différencier de nouvelles unités, un édifice multipolaire se construit.

3° *Enfin, deux séries de constatations trahissent la dégradation progressive de l'unité conductrice :*

a) **l'exceptionnelle lenteur de développement de sa partie basipète ou même son avortement.**

b) **la transformation de ses éléments basifuges terminaux ;** *ceux-ci semblent* **acquérir** *la valeur d'éléments de conjonction.*

4° *FORMATION DES RAMUSCULES LIBRES.*

Du point de vue topographique, les éléments vasculaires et trachéidaux libres semblent être formés exclusivement sur un ou plusieurs arbuscules, abondamment ramifiés dans le centre de la maille, et dont les branches terminales divergent vers la périphérie.

Si l'on admet, *a priori*, qu'elles représentent des unités élémentaires, celles-ci se subordonnent donc en *systèmes divergents*. Les cordons périphériques convergents, devenus très rares dans les dernières phases de la subdivision des alvéoles, ont désormais totalement disparu.

Sur ces systèmes divergents, les diverses modalités de la formation des rameaux libres peuvent se ramener à deux types.

Ils apparaissent en premier rang dans l'apex de la partie basifuge du cordon d'ordre précédent.

Sur celui-ci, ils peuvent également se former en 2e rang, latéralement et à des places variables entre sa pointe et son point initial.

1°) Dans le premier cas, le ramuscule libre affecte la forme typique d'une unité conductrice naissant en *un point initial*, procédant par différenciation nodifuge. Mais deux constatations s'imposent au sujet de son évolution ultérieure.

a) *La partie basipète ne se développe plus ou très peu ;*

b) *Les derniers éléments basifuges élargis et déformés forment de véritables hydrocytes ou trachéides réservoirs.*

La figure 28 montre, remarquablement dissociées, des unités de 6e ordre et de 1er rang (*6* (1) et *6* (2)) très dégradées, par leurs parties basipètes inexistantes, et physiologiquement adaptées à la fonction réservoir d'eau par leur extrémité basifuge.

Il serait oiseux d'insister sur les inombrables figures des trachéides réservoirs terminales. On observe assez souvent leur doublage par une autre cellule latérale (fig. 29). S'agit-il, ici, d'une unité nouvelle particulièrement dégénérée et demeurant à l'état d'ébauche ? Bien que nous restions convaincu de la signification physiologique de telles constructions, cette hypothèse nous paraît vraisemblable. Mais nous ne pouvons

la soutenir qu'en nous appuyant sur un raisonnement par analogie.

En effet, les tests, tels que présence d'un point initial et différenciation nodifuge qui, dans les premiers stades de la

FIGURE 29.

Emission des ramuscules libres.

On observe leur formation couplée suivie de la production de nouveaux couples de cordons « axillaires » (*a-a'*, *b-b'*) à partir d'une cellule trigone (*c-c'-c"*) résultant de la fusion de points initiaux.

trachéogénèse foliaire, nous ont permis de décerner valeur unitaire à une file de vaisseaux, nous font désormais défaut. Nous les avons vu se dégrader progressivement, il semblent avoir disparu ici, et l'on ne peut les déceler, même à l'état de vestiges.

2°) Dans le deuxième cas, ultérieurement et au-dessous du point d'insertion des unités à terminaison libre de 1er rang, se forment, dans une région toujours basifuge de l'unité précédente, de nouveaux cordons de 2e rang.

Ceux-ci peuvent apparaître dans la région axillaire d'une ramification (1) déjà ancienne. Nous les appellerons « *unités axillaires* ».

La figure 29 en offre plusieurs exemples. Ici, l'arbuscule ramifié possède l'aspect d'une cyme bipare. En effet, les cordons successifs se sont échelonnés par couples à la pointe de l'unité précédente. Unités de 3e, 4e, 5e et 6e ordre sont représentées ; ces dernières se terminant librement dans l'alvéole.

On est surpris de constater à l'aisselle de deux rameaux, c'est-à-dire dans l'angle formé par la divergence des portions basifuges des cordons de 4e ordre, par exemple, la présence de 2 unités récentes et couplées (*a* et *a'*) de 5e ordre, mais de 2e rang.

Ces cordons axillaires sont d'ailleurs fusionnés au niveau de leurs points initiaux par l'intermédiaire d'une cellule trigone (*C*) insinuée comme un coin dans la profondeur de l'angle de divergence.

Même architecture à l'étage supérieur, à l'aisselle des unités de 5e ordre. Mais ici, la construction tripole *C'* paraît plus dégradée et les cordons axillaires *b* et *b'* sont plus réduits.

Plus haut encore, à l'aisselle des unités de 6e ordre libres, on ne perçoit plus que la cellule trigone *c''* d'ailleurs atypique.

Telles sont les unités axillaires de 2e rang. De plus en plus dégradées de la base au sommet du système divergent, mais toujours coalescentes par leurs points initiaux en une cellule trigone.

La persistance de celle-ci à l'aisselle des dernières ramifications, alors que les éléments basifuges des unités axillaires ne se développent plus, démontrent nettement la valeur ver-

(1) Nous employons toujours le terme de ramification dans son sens purement descriptif. Car dans une succession continue d'unités nous refusons de voir ontogéniquement une ramification.

tigiale de cette contruction. *Elle représente un couple de cordons coalescents et réduits aux points initiaux* (1).

Enfin, certaines unités de 2e rang sont susceptibles d'apparaître latéralement sur la partie basifuge du cordon d'ordre précédent.

On constate fréquemment que leur point de départ se situe dans une dépression ou même dans une encoche préparée à l'avance. L'unité nouvelle qui n'est et ne sera représentée que par ses éléments basifuges libres, s'y différencie perpendiculairement (fig. 29, E).

La notion de différenciation nodifuge disparaît ici totalement, et l'on serait tenté de considérer de telles branches latérales comme de simples ramifications. Seule, leur apparition tardive permet de leur décerner encore la valeur d'unités élémentaires exceptionnellement dégradées.

Avec leur formation nous touchons au terme de la trachéogénèse foliaire. Le limbe a acquis sa taille maxima, sa croissance est terminée.

CONCLUSIONS RELATIVES AUX RAMUSCULES LIBRES.

La formation des ramuscules libres correspond encore à la génèse d'unités élémentaires, unifiles non ramifiées.

La structure de leurs éléments tantôt typiquement vasculaires, tantôt trachéidaux, est imputable aux modalités de croissance de l'organe.

Les trachéides ne doivent pas être interprétées ici comme des formations spéciales (2).

Mais ces cordons paraîssent avoir subi deux séries de transformations :

1° ***Leur dégradation atteint un suprême degré par la disparition presque systématique des éléments basipètes.***

Certaines unités ne sont représentées que par leurs points initiaux *et ceux-ci, lorsqu'ils sont couplés et fusionnés, donnent alors naissance à une cellule triangulaire plus ou moins massive.*

(1) Cette observation confirme la valeur ontogénique des cellules trigones, déjà étudiées, apparues tardivement à l'aisselle des ramifications présidant à la genèse des grosses mailles du réseau.

(2) More et Andrew ont récemment prouvé que le matériel fourni par les trachéïdes présentait un grand intérêt phythegénétique à propos du genre *Psilotum* [117].

2° ***Les éléments basifuges terminaux deviennent le siège d'une adaptation physiologique.*** *Ils forment des* ***trachéides réservoirs.***

ÉVOLUTION ET SYNTHÈSE DES CORDONS ÉLÉMENTAIRES DANS L'APPAREIL VASCULAIRE DES MAILLES, ALVÉOLES ET RAMUSCULES LIBRES.

Nous n'entreprendrons pas de collecter ici, les conclusions relatives à l'analyse des divers types de cordons vasculaires. Elles ont été énoncées en détail dans l'ordre successif de leur apparition.

Nous nous bornerons à rappeler que ces véritables unités élémentaires, après avoir par la jonction et le chevauchement de leurs éléments basifuges terminaux, dessiné les mailles et alvéoles, ont formé les ramuscules libres, *sans le secours d'éléments anastomotiques ou de raccord.*

Dans les dernières phases de la trachéogénèse foliaire, elles ont subi une dégradation progressive qui se traduit :

1° par le développement de plus en plus réduit et l'avortement des parties basipètes ;

2° par la fusion de ces dernières entre cordons voisins, principalement dans les zones nodales, au niveau ou au-dessous des points initiaux. Cette anastomose conduit à la construction de cellules trigones de plus en plus stylisées.

Mailles et alvéoles ont été initialement jalonnées par un seul élément, inévitablement basifuge (car différencié en amont du point initial d'un premier cordon). Dans la suite, cette trachée primitive (pointement trachéal) a été doublée de vaisseaux basipètes (car lignifiés en aval des points initiaux d'unités d'ordre supérieur).

Ainsi, un faisceau a pris naissance. Il est caractérisé, dès qu'il possède deux éléments par la coexistence d'un vaisseau basifuge et d'une trachée basipète. A ce stade, on ne peut déjà plus lui décerner valeur unitaire.

Par ailleurs, un nouveau processus de formation du faisceau, nous est révélé dans la fermeture des mailles et alvéoles : *les éléments basifuges de 2 unités élémentaires, se développent côte à côte, mais en direction opposée.*

Cette notion suffit à démontrer l'hétérogénéité constitutive d'une telle construction.

En résumé, la formation des faisceaux se révèle comme le résultat d'une synthèse d'unités élémentaires dont les deux premières présentent des directions de différenciation opposées.

CHAPITRE II.

TYPE PENNÉ

ÉTUDE DE LA FEUILLE DE PÉRIPLOCA (*PÉRIPLOCA GRAECA* L.) ASCLÉPIADACÉES.

Periploca graeca L. est une plante à tige singulièrement volubile. La longueur des entre-nœuds au voisinage même du bourgeon terminal et l'absence d'un revêtement pileux en font un matériel de choix pour les montages transparents.

Les feuilles, opposées en verticilles binaires disposés en croix, sont effilées dans le jeune âge et s'élargissent progressivement par la base. Devenues adultes elles présentent toujours un apex accuminé.

En effet, on connaît deux phases, affectant deux régions bien distinctes dans la morphogénèse du limbe de *Periploca*.

a) Primitivement, le jeune organe est caractérisé par sa forme étroite et accuminée ; l'accroissement rapide et surtout longitudinal y affecte presque exclusivement le sommet et le sub-apex. Il est de courte durée ; cette région étant par la suite comme subitement frappée de stérilité.

b) La base devient alors le siège d'un développement lent et continu qui contribue jusqu'à la fin de la période de végétation à allonger et élargir le limbe proprement dit.

Il en résulte que la trachéogénèse correspondante sera nécessairement plus rapide dans la pointe qu'à la base.

Nous étudierons successivement :

1°) Les premières phases de la trachéogénèe dans les ébauches foliaires du bourgeon terminal (cordon de 1er ordre, unités apicales et basales de 2e ordre) ;

2°) Les phases secondaires et ultimes dans des limbes d'âge croissant (formation de la nervure marginale, du réseau primaire et secondaire, émission des ramuscules libres).

I. — *LES PREMIÈRES PHASES DE LA TRACHÉOGENÈSE DANS LES ÉBAUCHES FOLIAIRES DU BOURGEON TERMINAL.*

1° *FORMATION ET ÉVOLUTION DU CORDON MÉDIAN DE PREMIER ORDRE.*

Dans le bourgeon (fig. 30), il est acquis que les deux feuilles opposées d'un même verticille ne présentent pas un égal développement (1). Nous désignerons par les lettres *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, les feuilles les plus avancées de chaque couple et par *A'*, *B'*, *C'*, *D'*, *E'*, les feuilles moins évoluées qui leur sont opposées.

Verticille A. — Au voisinage du point végétatif, les premières ébauches distinctes apparaissent sous la forme de protubérances verticales particulièrement marquées pour le primordium *A*.

Verticille B. — Dans le verticille suivant, les feuilles *B B'* (vues de face), lames épaisses enchassées sur de solides soubassements foliaires tels que les décrits Grégoire en 1935 [87 et 88] présentent un plan de symétrie caractéristique. Néanmoins, cette symétrie bilatérale originelle est déjà visiblement altérée dans le primordium *B* par suite de l'avortement partiel de l'évolution de l'un des côtés du limbe (2). Par ailleurs, au sein des deux ébauches *B* et *B'* on ne perçoit encore aucun indice de lignification ou de dégénérescence nucléo-plasmatique précédant la trachéogénèse.

(1) Pour expliquer ce phénomène Cuenod [58] qui reçoit l'entière approbation de Bouvrain [18] admet l'hypothèse que les plantes à feuilles opposée sont formées de *2 cycles foliaires indépendants* dessinant deux spirales ascendantes en symphise coalescente. L'indépendance de ces deux spirales se traduirait dans le cas présent par l'avance de l'une sur l'autre. C'est ainsi que par ailleurs, Cuenod [57] peut donner une explication satisfaisante au passage de l'opposition foliaire binaire au verticile trimère chez *Nérium oléander* L.

(2) On sait que, en admettant la simultanéité de formation des 2 côtés de la feuille, Stenheil se trouve en plein accord avec la notion actuellement bien établie de la parfaite symétrie bilatérale originelle.

Verticille C. — Les deux ébauches suivantes (*C* et *C'*) offrent par contre au niveau de la base massive qui les insère sur la tige, les premières manifestations de morphogénèse conductrice. Chez *C'* une trachée isolée, unique vaisseau formé de deux éléments réunis bout à bout par une cloison oblique, se distingue imperceptiblement par le délicat épaississement

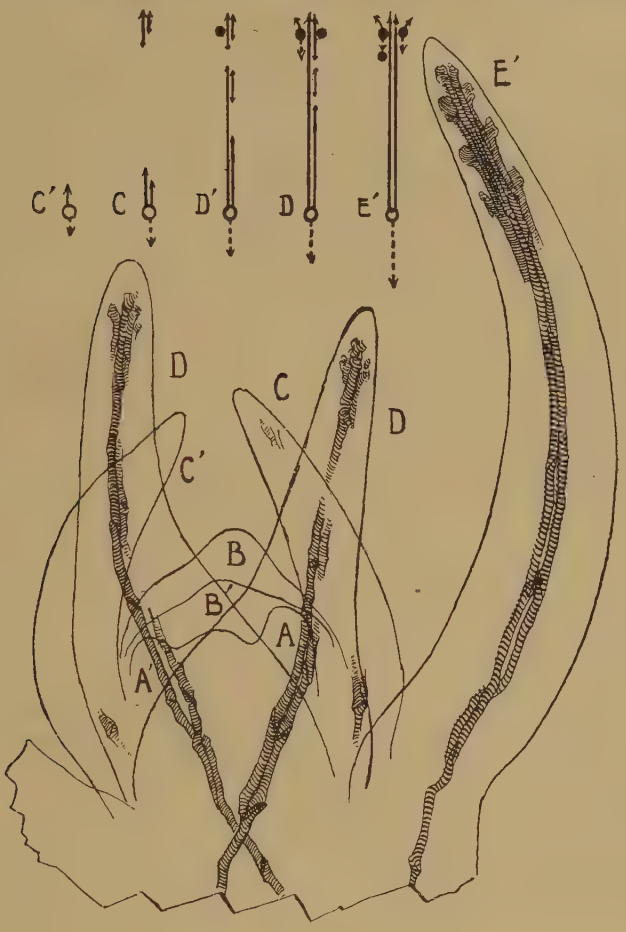

FIGURE 30.

Dessin et interprétation schématique de la trachéogénèse dans le bourgeon de Periploca.

Phases évolutives successives du cordon de 1er ordre caractérisé par deux séries parallèles d'éléments basifuges progressant de manière discontinue (et avec un retard de l'une par rapport à l'autre).

spiralé de sa membrane encore cellulosique. En amont comme en aval le dessin s'estompe progressivement. *Nous assistons ici aux tout premiers stades de la formation du point initial baso-pétiolaire du cordon conducteur médian (de 1er ordre) de la feuille de* Periploca graeca *L.*

Dans la feuille *C* (à droite) plus évoluée, la construction plus nette se prête à une interprétation précise. Latéralement, par rapport aux deux cellules superposées à peine lignifiées, se détache un 3e élément moins différencié. L'ensemble forme un *Y* dont une des 2 branches supérieures est plus récente que le restant de l'édifice. A partir de ce point initial la différenciation nodifuge s'annonce comme imperceptiblement plus rapide en amont qu'en aval. Jusqu'ici tout se passe comme si la lame foliaire, unité morphologique éventuelle, possédait une unité conductrice correspondante naissant isolément au point nodal d'insertion pétiolaire et évoluant par différenciation nodifuge. Néanmoins, un examen minutieux montre à l'apex du jeune organe 2 ou 3 files vasculaires naissantes, parallèles et brèves. Seule la disparition de leur contenu cellulaire permet de les distinguer des éléments voisins.

Verticille D. — Les feuilles *D* et *D'*, lames effilées à courte base élargie, nous offrent la possibilité d'étudier l'évolution du système conducteur primitif. Le cordon vasculaire affecte la forme d'un *Y* dont les deux branches supérieures (basifuges) suivent un trajet parallèle vers le sommet de la lame. En aval, une unique trachée en direction basipète atteint le premier relai nodal sous-jacent. A partir du point initial (le confluent des 3 branches de l'*Y*) la différenciation est donc essentiellement nodifuge. *Ce qui surprend ici est d'une part la discontinuité des éléments basifuges, et d'autre part le retard apporté dans la lignification de l'une des 2 files parallèles.* Ces deux observations méritent une mise au point :

1°) Jusqu'ici (dans *Tropaeolum majus* ou *Cucurbita Pepo*), les cordons conducteurs de 1er ordre nous ont présenté une différenciation limbaire régulière et continue en amont du point initial, tandis qu'elle procède par étapes nodales en direction basipète. Il semblerait chez *Periploca* que la lignification des éléments basifuges du premier cordon vasculaire obéisse également dans le limbe au principe des étapes nodales ultérieurement raccordées dans l'inter-nœud par le classique processus de différenciation nodifuge. Effectivement, on

distingue dans la région moyenne un premier relais, et un second dans la zone apicale. Il ne s'agit pas, comme nous le verrons par la suite, de points nodaux précis mais de zones où l'accroissement est plus réduit et qui représentent une longueur relativement importante de l'organe. De ces 2 relais il est encore curieux de constater que le premier apparu (déjà en construction dans la feuille *C*) se forme à l'extrémité du limbe.

Une acquisition nouvelle découle de ces observations : les différentes régions internodales de la portion supra-initiale du cordon vasculaire primitif ne sont pas toutes *littéralement* basifuges. Certaines procèdent de la pointe vers la base, en particulier dans la région apicale.

2°) Par ailleurs, le retard apporté à la lignification de l'une des 2 files vasculaires parallèles ne nous paraît pas pour l'instant constituer un caractère suffisant pour en attribuer l'origine dans la coexistence de 2 cordons conducteurs distincts appartenant éventuellement à 2 unités morphologiques différentes et soudées. On serait tenté d'adopter cette hypothèse en s'appuyant sur le fait que la file la moins évoluée correspond précisément au côté de la feuille dont la morphogénèse accuse un retard évident.

Néanmoins cette opinion serait infirmée par la constatation (relativement exceptionnelle) d'une double série basifuge chez quelques cordons latéraux de 2e ordre. Il faut donc admettre pour l'instant qu'une unité conductrice n'est pas nécessairement unifile comme nous l'avons constaté jusqu'ici. *Chez* Periploca *elle est formée dans la première unité morphologique de 2 séries d'éléments basifuges juxtaposés, confluant au point initial en une unique série basipète.*

A l'apex de la feuille les pointes des éléments terminaux du cordon conducteur primitif sont caractérisées par la présence de cellules vasculaires courtes et plus larges. Mais de part et d'autre de celles-ci apparaissent de nouveaux éléments vasculaires sur la nature et la direction desquels le doute n'est pas permis.

Ce sont de nouvelles unités apicales à trachéides qui apparaissent par une série de points initiaux se subordonnant du sommet vers la base ; leurs parties basipètes cheminent en sens inverse des éléments basifuges du cordon primitif.

Dès lors la feuille ne peut plus être considérée comme une unité.

Verticille E. — Un fait domine toute l'étude des appareils vasculaires des feuilles *E* et *E'* du verticille suivant ; on assiste au processus de leur accord avec le système conducteur sous-jacent.

En effet, les éléments basipètes qui prolongent en une unique file les 2 séries parallèles de trachées basifuges du premier cordon conducteur, sont lignifiées de haut en bas, sur la presque totalité de l'entre-nœud séparant les feuilles *E E'* et *F F'* sous-jacentes.

Du côté *E'* on suit aisément encore le cordon jusqu'au 1/5 le plus inférieur de l'entre-nœud. Le vaisseau ne demeure alors visible que par la longueur de ses éléments et la quiescence concomitante du contenu cellulaire. Sa différenciation ligneuse réapparaît ensuite au niveau du nœud *F F'* au-delà duquel elle reprend en aval et où elle occupe déjà 1/6 du parcours.

Au point nodal où s'insèrent les feuilles *G G'* une trachée à peine différenciée ébauche un relais plus récent.

Le phénomène, identique, est plus évolué du côté de la feuille *E*. On n'y perçoit plus d'interruption au-dessus du nœud *F F'* dans la lignification de l'unique élément basipète. Par contre, on la retrouve dans l'entre-nœud sous-jacent où la jonction presque établie, entre l'élément supérieur littéralement basipète avec la trachée basifuge (venant à sa rencontre) qui procède à partir du relais *G G'*, affecte une région proportionnellement plus éloignée de l'étage nodal inférieur.

Dans la tige, l'examen de ces 2 entre-nœuds successifs nécessaires pour raccorder les éléments vasculaires des feuilles opposées d'un même verticille, au système conducteur sous-jacent, démontre bien que : au-dessous du point initial (dans les éléments sous-initiaux) *les différenciations basipètes ne continuent pas seules*, contrairement à ce que croit Bouvrain.

Des jalons nodaux sont progressivement différenciés ; à partir de ces points la lignification obéit toujours au classique processus de différenciation nodifuge. Dans les premiers relais sous-initiaux, celle-ci est plus importante en aval qu'en amont. Mais elle devient de plus en plus équilbrée au fur et à mesure que l'on s'éloigne du point initial.

Observons maintenant la partie terminale des feuilles *E E'*. A l'extrémité accuminée du limbe, les 2 trachées primitives sont encadrées de part et d'autre, d'une double série de cordons vasculaires à trachéides en tous points semblables à ceux que nous avons décrit chez *Tropaeolum*. Les perturbations apportées à la symétrie originelle se traduisent encore ici par un retard unilatéral dans l'édification de ces cordons. Ils semblent apparaître par leurs points initiaux progressivement du sommet vers la base.

En réalité, le plus ancien système nodal à trachéide n'est pas apical, mais sub-apical ; et s'il est exact que la plupart des unités vasculaires du même type s'élaborent ensuite progressivement vers la base, quelques-unes également se subordonnent en direction du sommet. Dès lors le système conducteur de la feuille trahit l'hétérogénéité constitutive de cette dernière, et l'on conçoit ici l'erreur de BOUVRAIN lorsqu'il écrit en substance (p. 133) qu'au-dessus du point fixe de la feuille les différenciations sont nécessairement basifuges. Ce serait exact si la feuille représentait une entité (ce que BOUVRAIN n'admet d'ailleurs pas) et c'est exact en principe (1) tant qu'elle possède valeur d'entité.

Mais dès l'instant où au-dessus du point initial du cordon conducteur primitif (c'est-à-dire du point fixe de la feuille) se forment d'autres cordons dont la différenciation, à partir de leurs points initiaux, obéit au même principe nodifuge, *il est à prévoir que vaisseaux basifuge et basipètes devront coexister au même niveau.*

Enfin, ce qui mérite de retenir l'attention dans les feuilles étudiées jusqu'ici est l'absence d'éléments conducteurs latéraux dans la base élargie de la languette foliaire, alors que les nervures correspondantes sont déjà décelables par les bourrelets massifs et saillants qu'elles forment.

En définitive, le cordon conducteur médian de premier ordre est formé chez Periploca *de 2 séries vasculaires basifuges confluant en une seule file basipète.*

Son point intial est basopétiolaire. Au cours de son évolution, la différenciation nodifuge est **discontinue** *et* **procède par**

(1) Effectivement dans le cas présent on constate au dessus du point fixe de la feuille, au sein même de la partie supra-initiale cordon vasculaire primitif, l'existence de relais nodaux, donc d'éléments basifuges et basipètes. Ce fait concourt également à prouver que tout n'est pas basifuge au dessus du point initial.

étapes nodales au-dessus comme au-dessous du point initial *et l'on remarque que deux files trachéales basifuges* ***ne sont pas strictement isochrones.***

Enfin avant que se parachève cette évolution, des unités apicales trachéidales se sont déjà ébauchées.

2° *LES UNITÉS CONDUCTRICES DE DEUXIÈME ORDRE.*

A. — Formation et évolution des cordons apicaux à trachéides.

Considérons maintenant la feuille *I* (fig. 31) : l'étude de sa région apicale n'offre pas moins de 12 à 14 couples de cordons vasculaires à trachéides. Ce sont essentiellement des unités de 2e ordre.

Nous avons suffisamment insisté sur l'anatomie de la partie basifuge de ces cordons à propos de *Tropaeolum majus* pour n'y point revenir ici. Le groupement de leurs vaisseaux basipètes présente un intérêt plus marqué.

Sur une coupe transversale de la région subapicale le faisceau formé par la coalescence de ces éléments basipètes ne réunit cependant pas plus de 15 vaisseaux et encore, parmi ceux-ci, a-t-on compté le double pointement trachéal qui représente les 2 séries basifuges du cordon conducteur médian de 1er ordre de la feuille. Il faut donc admettre la prodigieuse réduction de ces trachées basipètes par leur fusion en vaisseaux à valence multiple. Effectivement, de haut en bas, l'examen par transparence et les vérifications par coupe démontrent que ces fusions, opérées entre points initiaux ou entre points initiaux et relais, réduisent à 4 ces 13 éléments basipètes déjà polyvalents. On les voit s'éteindre progressivement dans la zone médiane où le limbe commence à s'élargir. Mais on devine leur prochain raccordement avec 4 séries parallèles et basifuges différenciées à partir de la région baso-pétiolaire. *Nous sommes ici incontestablement en présence des relais nodaux sous-initiaux d'un ensemble de systèmes conducteurs apicaux à trachéides.* Cet exemple démontre au sein même de la feuille l'élaboration discontinue des éléments basipètes. Comme dans la tige, ils procèdent par étapes nodales et ces relais sont ultérieurement raccordés par différenciation nodifuge.

On est seulement surpris dans le cas présent de l'importance et de la longueur de la région basifuge des éléments élaborés par différenciation nodifuge au-dessus de ce relai baso-limbaire. Ce jalon nodal n'est d'ailleurs pas le premier mais le second relai que rencontrent au cours de leur descente vers la tige les parties basipètes des cordons apicaux à trachéides. En amont dans la région intermédiaire, entre les portions basale élargie et apicale effilée de la feuille, se situe nécessairement un premier relais. Nous en avons précédemment constaté l'existence au cours du développement du cordon médian. Ce premier relais, déjà raccordé en amont avec les portions basipètes des cordons apicaux n'est pas visible isolément. Lorsqu'il nous a été donné de l'observer (assez rarement) on constate toujours l'extrême réduction du développement des éléments qui s'en différencient vers l'apex, comparativement à ceux qui s'éloignent vers la base (fig. 32, à droite). Ce phénomène est en tous points comparable avec le résultat de nos observations à travers les nœuds caulaires.

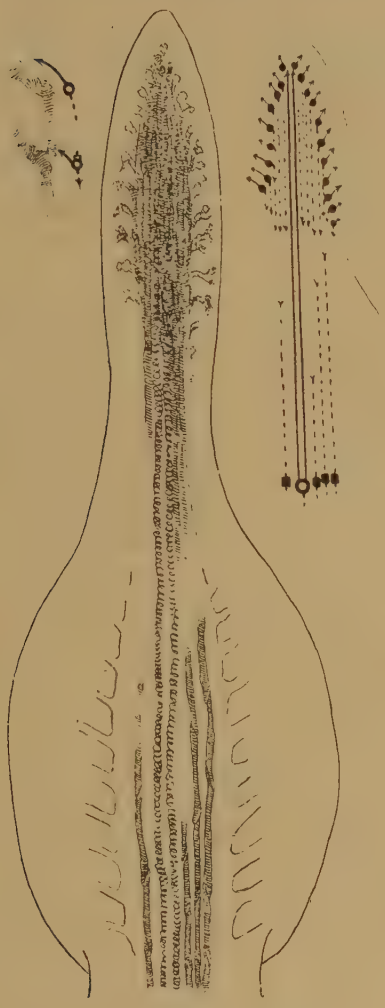

FIGURE 31.

Feuille de 3 mm. de longueur ; l'abondance des productions vasculaires au sommet est le résultat de la différenciation d'un grand nombre d'unités trachéidales de 2e ordre.

On assiste de haut en bas à travers les points nodaux relais d'un même cordon à un processus de différenciation nodifuge qui, extrêmement bref, en amont du premier jalon nodal sous-initial, gagne

progressivement de l'importance dans cette direction alors qu'il en perd dans la direction basipète.

On entrevoit la conséquence de cette constatation. *Pour un même cordon, dans les entre-nœuds basipètes successifs, la zone de raccord des différenciations vasculaires n'a pas de position fixe.*

Figure 32.

Schéma présentant :

à droite : l'évolution discontinue de la partie sous-initiale d'un cordon apical. On remarque dans les « entre-nœuds » successifs (de haut en bas) l'ascension de la zone de raccord entre éléments basifuges et basipètes ;

à gauche : subordination « nodifuge » des cordons de 2e ordre (à partir des régions de moindre étirement).

Entre le point initial et le premier relai, elle affecte la base de l'entre-nœud. Entre le troisième et le quatrième relai elle atteint presque son milieu.

En résumé.

Il n'est pas douteux que l'accumulation d'éléments trachéidaux à la pointe de la feuille de *Periploca* ne constitue pas le résultat d'une ramification du système conducteur primitif ; celui-ci conserve sa valeur unitaire et ne se divise pas. Elle provient (comme nous l'avons récemment affirmé [132]) de la subordination accélérée de cordons élémentaires particulièrement nombreux, peu développés, mais procédant par différenciation nodifuge à partir d'un point initial.

Subordination des cordons apicaux à trachéides.

D'après la figure 31 les cordons apicaux semblent se subordonner du sommet vers la base de l'organe ; en réalité on distingue deux points de départ dans la génèse de ces unités apicales.

Ils correspondent aux deux zones de moindre accroissement que nous avons assimilées à deux régions nodales, en raison de l'apparition prioritaire à leur niveau, d'éléments conducteurs isolés au cours de l'évolution de la partie supra-initiale des cordons primitifs.

A partir des deux zones nodales les unités naissent et se subordonnent dans les deux directions (vers

le sommet et vers la base), nous sommes donc en droit de parler ici de subordination nodifuge (fig. 32, à gauche).

B. — Formation et évolution des cordons de 2e ordre basaux à éléments vasculaires normaux (correspondants aux nervures latérales de la feuille).

Jusqu'ici les seuls cordons conducteurs secondaires n'ont été identifiés que dans la partie accuminée du limbe. Leur structure trachéidale et leur prodigieux degré d'accumulation en constituaient les caractères les plus marquants. Malgré la morphogénèse très accusée des nervures latérales on ne constatait aucun signe de trachéogénèse correspondante.

Dans la feuille *J*, dont la région inférieure prend une importance croissante, nous assistons désormais à la naissance de cordons de 2e ordre typiques dans la région basale et élargie du limbe. La subordination de ces cordons, auxquels nous conférons la valeur unitaire, ne procède jamais de la base au sommet de cette partie de la feuille. *Elle débute au sein du bourrelet nervulaire le plus important,* (généralement le 4e en partant de la base du limbe), par la différenciation d'un premier vaisseau ainsi localisé au niveau de la plus grande largeur de l'organe. Par la suite, la trachéogénèse affecte les nervures proximales supérieures et inférieures (voir fig. 32, à gauche, et fig. 33).

Deux points se partagent la possibilité de devenir la base de départ nodifuge de l'unité de 2e ordre ; l'un nodal contre la nervure médiane, l'autre supra nodal à égale distance entre la marge et l'axe de la feuille.

A. — Chez la plupart des nervures de 2e ordre, le point prioritaire de toute différenciation correspond à leur confluent sur la médiane (1). Son architecture présente la classique superposition de 2 éléments séparés par une cloison assez oblique. En aval le cordon demeure généralement indépendant jusqu'à la tige. Durant son trajet basipète dans le limbe, on observe donc exceptionnellement sa fusion avec les éléments basipètes des cordons voisins de même ordre. Néanmoins le point initial lui-même est assez fréquemment combiné avec le point relai d'une unité distale. Dans ces condi-

(1) C'est-à-dire au point fixe de l'unité morphologique.

tions, la portion relai de la construction en *Y* est destinée à jalonner la partie basipète, soit d'unités de 2e ordre et de 2e

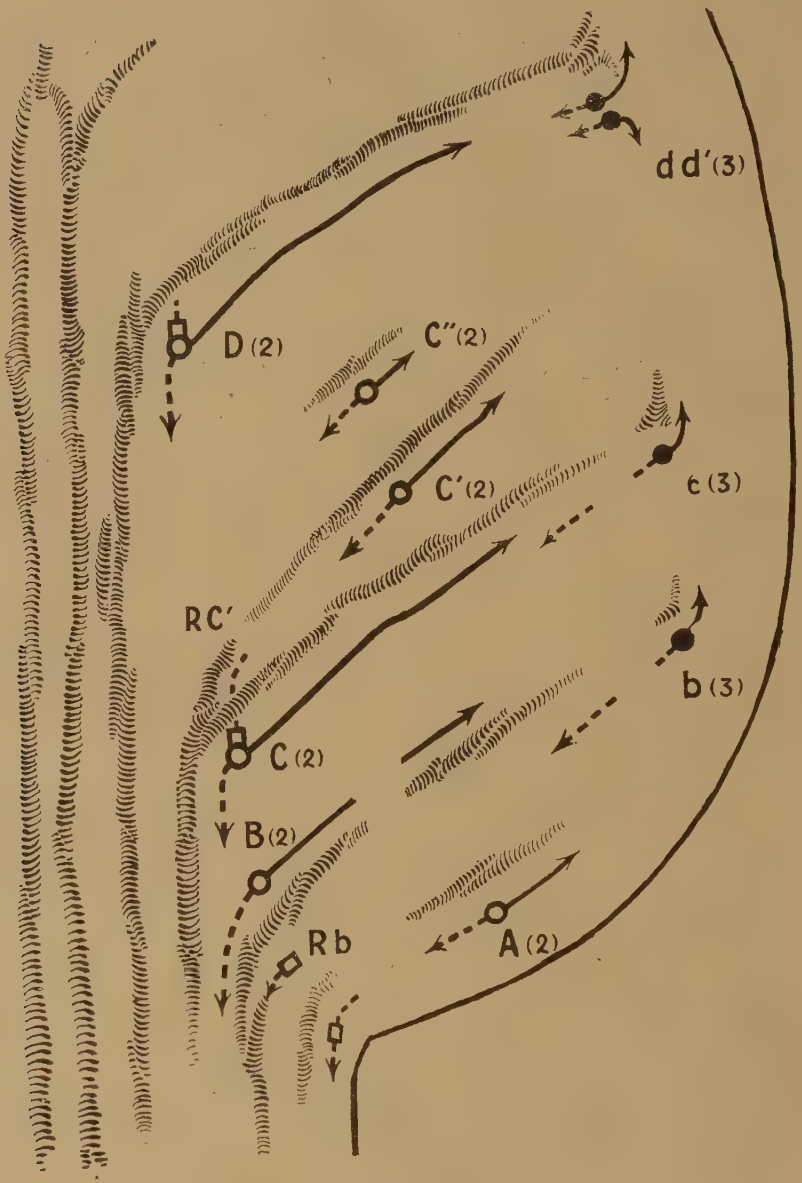

FIGURE 33.

Feuille (de 6 mm. de longueur) : genèse des unités vasculaires basales de 2e ordre, et naissance des cordons marginaux de 3e ordre.

rang (unités plus tardives et intercalées entre les premières (fig. 33 *R.C.*), soit d'unités de 3e ordre en marge du limbe (fig. 33 *R.B.*). Elle ne correspond pratiquement jamais au jalon des éléments basipètes d'autres unités de 2e ordre formées en 1er rang, plus récentes et situées au-dessus.

B. — Par ailleurs, il n'est pas rare de voir débuter certaines unités conductrices de 2e ordre par une trachée isolée à mi-chemin, entre la nervure médiane et la marge de l'organe. C'est le cas à la base du limbe au niveau de la nervure latérale droite la plus inférieure (fig. 33, *A* et *B*). Le cordon de 1er rang y apparaît initialement sous la forme d'une brève série de cellules vasculaires isolées au cœur du limbe. Par différenciation nodifuge, il construit en direction basipète son premier relais nodal situé au point d'insertion de la nervure sur la médiane, à un niveau où il est normalement courant de déceler le point initial.

Le phénomène, s'il est exceptionnel au sein des grosses nervures, devient particulièrement fréquent chez les cordons de 2e rang (*C'* et *C''*).

Dans ces conditions, les éléments basipètes sous-initiaux de ces cordons conducteurs forment un 1er relai au niveau du confluent de leur nervure avec la médiane, où ils combinent ce relai avec le point initial d'une unité sous-jacente de 1er rang dont ils semblent alors constituer une « ramification topographique » (exemple *C* et *C'*) (1).

Enfin au point de vue de leur importance, les cordons conducteurs basaux de 2e ordre sont généralement constitués par une unique série d'éléments, tant dans le sens basifuge qu'en direction basipète. *Néanmoins, certains d'entre eux possèdent à l'instar du cordon médian de 1er ordre une double file parallèle de trachées basifuges dont l'une apparaît assez tardivement* (*D* par exemple).

Sur la marge ces unités conductrices cessent brusquement, tandis que s'ébauchent des unités marginales (de 3e ordre). En aval du point initial le cordon de 2e ordre ne possède pas plus d'une série d'éléments indépendants et libres de toute fusion anastomotique jusqu'au nœud baso-pétiolaire.

(1) Pour expliquer l'ordre d'apparition de l'unité du 2e ordre soit au point d'insertion de la nervure, soit au cœur du limbe nous savons qu'il faut faire intervenir les notions de vitesse de croissance de la partie de l'organe intéressé (Trécul).
Dans le 2e cas le point initial est situé au dessus du point fixe.

Passage des unités de 2e ordre, basales, a trachées normales, aux cordons apicaux formés de trachéides.

La même feuille offre les différents termes de passage entre le cordon de 2e ordre à trachées normales, et sa forme trachéidale.

Considérons au sommet de la région basale, alors que s'effile la lame foliaire, une unité de 2e ordre. Quoique très courte par sa partie basifuge, elle présente toujours une série d'éléments normaux. Seul le nombre en est réduit comparativement aux unités basales (fig. 34, *E*).

(On constate d'ailleurs la précocité exceptionnelle des unités marginales d'ordre supérieur et dont les éléments basipètes tendent à doubler la partie basifuge du cordon de 2e ordre). Plus haut, les mêmes cordons sont nettement trachéidaux. Ils présentent 2 séries parallèles et massives d'éléments basifuges (fig. 34 *F*) qui croisent les trachées basipètes d'unités de 3e ordre prodigieusement accélérées. On assiste ici *à la réduction* non seulement *du nombre,* mais *de la longueur et de la forme des éléments conducteurs ligneux.*

CONCLUSIONS RELATIVES AUX UNITÉS CONDUCTRICES DE 2e ORDRE.

Malgré les différents aspects des matériaux utilisés (vaisseaux parfaits ou trachéides) il faut admettre que les cordons de 2e ordre : basaux, apicaux ou subterminaux à caractères intermédiaires ont une égale valeur ontogénique.

1°) *Ils représentent, non pas des ramifications du cordon médian, mais des unités élémentaires distinctes, édifiées tardivement et lentement dans la région inférieure, ou prodigieusement accélérées et coalescentes au sommet.*

2°) *Leur point initial ne possède pas une place fixe.*

A) *Le plus fréquemment il se localise dans la zone nodale d'insertion de la nervure latérale correspondante sur la médiane.*

B) *Dans certains cas, il peut affecter une région supranodale à égale distance entre la marge et l'axe de la feuille.*

A partir de ces zones initiales, la différenciation progresse toujours dans les deux directions en amont et en aval.

3°) *Quelle que soit leur position : basale ou apicale, ces cordons répondent à 2 types traduisant l'importance inégale des unités morphologiques auxquelles ils correspondent.*

A) *Chez certaines d'entre elles, (toujours de premier rang)* **les éléments basifuges sont biséries** *et tout concourt à prouver alors leur importance (taille de la nervure par exemple).*

Il est toutefois assez malaisé d'interpréter le retard du développement de l'une des deux séries basifuges.

B) *Pour d'autres, le cordon (généralement de 2e rang) reste unisérié de part et d'autre du point initial.*

II. — *LES PHASES SECONDAIRES ET ULTIMES DE LA TRACHÉOGÉNÈSE FOLIAIRE DANS LES LIMBES D'AGE CROISSANT.*

1° *ÉDIFICATION DES CORDONS CONDUCTEURS MARGINAUX DE TROISIÈME ORDRE. FERMETURE DU CIRCUIT VASCULAIRE. FORMATION DU RÉSEAU PRIMAIRE.*

Dans la région basale et élargie du limbe, les unités de 3e ordre naissant à l'extrémité des cordons de 2e ordre et 1er rang ébauchent le tracé de la nervure marginale. Celle-ci est assez développée chez *Periploca*.

La fig. 33 offre les premières phases de sa trachéogénèse. Par un phénomène d'accélération déjà décrit (1), les cordons de 3e ordre ébauchent leur différenciation avant que soit complètement terminée celle des unités précédentes. Il en résulte l'isolement de leur point initial sous la forme d'une cellule coudée (en chausson) (*c* (3) et *b* (3) fig. 33). A partir de celle-ci la lignification est nodifuge. En aval la file vasculaire basipète emprunte le trajet jalonné par les éléments basifuges de 2e ordre. Elle y procède comme toujours par jalons nodaux dont le premier à mi-chemin entre la marge et la nervure médiane est rapidement raccordé. Le second au confluent de la nervure latérale avec la médiane contribue

(1) On constate une accélération de plus en plus marquée au fur et à mesure que l'on s'adresse à des régions proches du sommet.

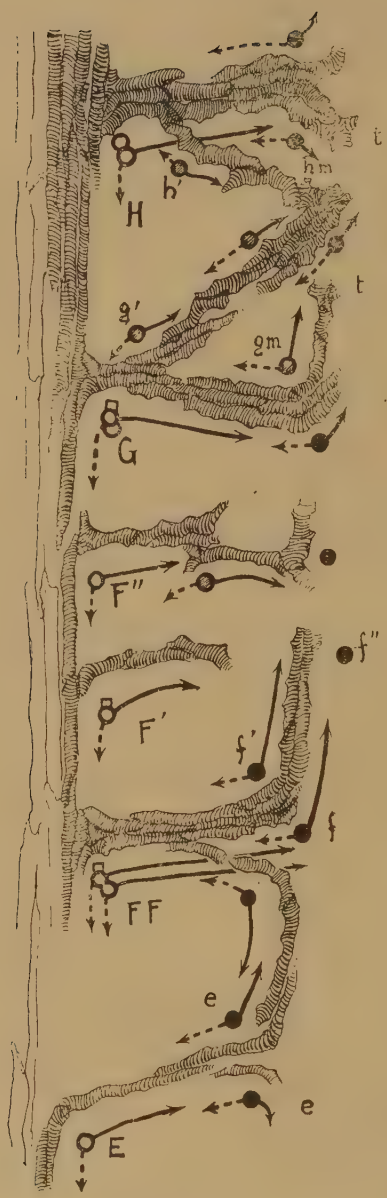

FIGURE 34.

Passage des unités de 2e ordre, basales, à trachées normales, aux cordons apicaux formés de trachéides.

souvent à former ces architectures en *Y* combinant relai et point initial (*R B* par exemple).

En amont, l'unique cordon conducteur de 3e ordre primitivement formé, dessine entre 2 nervures latérales de 1er rang successives une partie de la nervure marginale. De même que chez *Tropaeolum* la différenciation d'une autre unité orientant sa partie basifuge vers la base de l'organe sera nécessaire pour terminer la trame de la nervure marginale et fermer le circuit vasculaire. C'est ce que présente la figure 34 avec l'édification des 2 unités marginales de 3e ordre *e* et *e'*, divergeant par leurs parties basifuges.

Entre les nervures *FF* et *E* la fermeture du circuit vasculaire est un fait accompli. Elle se trouve tributaire du classique chevauchement des pointes basifuges de 2 unités de 3e ordre : *f'* et *e*.

Dans l'édification de la nervure marginale les zones apicales et subapicales présentent, comme toujours, une avance notable sur la région inférieure.

Pour considérer le même phénomène dans la ba-

se élargie de l'organe, nous devons nous adresser à une feuille plus développée. La figure 35 en donne un exemple illustré d'une démonstration avec l'aide d'unités dont les parties basifuges sont bisériées. En bas le cordon de 2e ordre bisérié stoppe ses éléments au niveau d'un point initial de 3e ordre (en *aa*). Celui-ci produit vers l'apex 2 séries parallèles d'éléments basifuges *l'une plus tardive* que l'autre, tandis que sa partie basipète unisériée progresse par relais nodaux vers la nervure médiane et le pétiole. Par ailleurs, un autre cordon de 3e ordre (*a'*) oriente son unique file vasculaire basifuge toujours dans la nervure marginale mais en direction de la base du limbe. En haut de la même figure, la construction identique au début, se complique par l'apparition en *b''* d'une unité de 4e ordre formée sur *b* et qui oriente ses éléments basifuges et basipètes, respectivement vers l'apex et vers la base, mais toujours au sein de la nervure marginale.

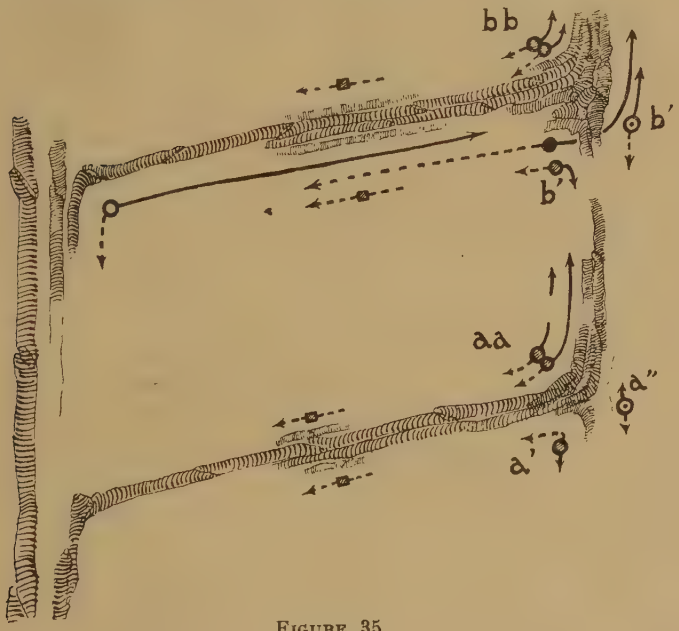

FIGURE 35.

Fermeture des mailles primaires ; naissance de la nervure marginale.

Comme on le voit le tracé de la nervure marginale et le mécanisme concomitant de la fermeture du circuit vasculaire est de la même qualité que chez Tropaeolum. *La formation*

des unités élémentaires se fait à un rythme accéléré dans l'apex où il est parfois malaisé de les dissocier.

Elle est moins rapide dans la région basale. A cet égard, et d'autre part, en raison de la longueur des unités constitutives, il devient possible de décomposer le phénomène.

On y constate que certaines unités de 3e ordre peuvent encore être formées de ***deux séries parallèles d'éléments basifuges.***

Epaississement de la nervure marginale et apparition d'unités vasculaires de 4e, 5e et 6e ordre.

Ce que nous venons de décrire à propos de l'unité de 4e ordre *b*'' nous permet de prévoir le mécanisme de l'accroissement du nombre d'éléments vasculaires de la nervure marginale. Les unités de 4e ordre, insérées par leur point initial sur la partie basifuge des cordons de 3e ordre, (voir fig. 34 *f*''), empruntent désormais dans les deux directions un trajet marginal. Sur ces unités de 4e ordre s'insèrent ensuite d'autres cordons d'ordre numériquement croissant (fig. 36).

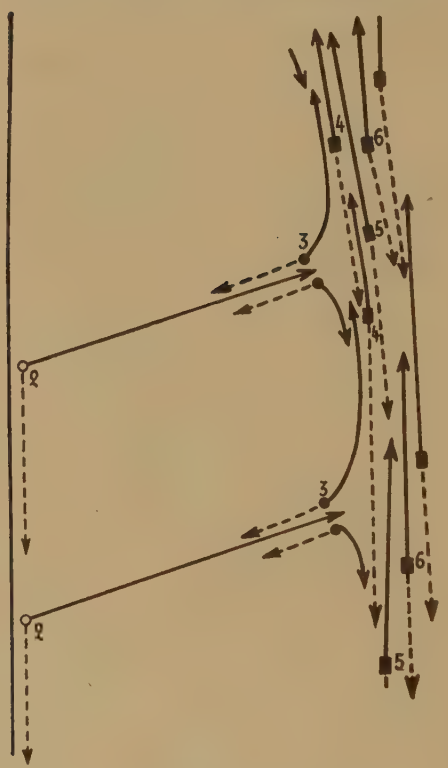

FIGURE 36.
Evolution de la nervure marginale.

Un tel comportement bien que moins démonstratif, s'apparente à celui qui concourt à édifier la frêle nervure marginale d'une feuille de Capucine. Il n'en diffère que par l'étonnante condensation des cordons parallèles.

Par ailleurs, dans le cas présent, l'acheminement vers la tige des parties basipètes

des unités parallèles de la nervure marginale *s'effectue massivement* par l'intermédiaire des nervures latérales les plus inférieures. Il est à peine utile de signaler leur réduction dans de multiples fusions préalables.

Enfin, dans la feuille adulte, les éléments basifuges des derniers cordons se dirigeant vers la périphérie, forment un système conducteur extra-marginal. Ils s'y comportent alors de la même façon que les cordons de 2e ordre. Nous les retrouverons prochainement.

2° *CONSTRUCTION DU RÉSEAU SECONDAIRE INTER-NERVULAIRE.*

Nous avons vu que la fermeture du circuit vasculaire est tributaire de la formation par couples d'unités conductrices de 3e ordre à l'extrémité du cordon secondaire. La maille parallélogramme ainsi délimitée du côté marginal, est en outre bordée sur les 3 autres faces par 2 nervures secondaires voisines de 1er rang, et par une portion de la médiane ; le réseau primaire est donc constitué.

Il nous reste à considérer désormais la trachéogénèse dans le morcellement de ces grandes mailles et l'élaboration du réticulum internervulaire secondaire.

On peut y distinguer 2 phases :

1°) Nous y avons déjà mentionné la présence d'unités de 2e ordre mais de 2e rang. Celles-ci, obliques (et découpant la maille suivant une diagonale plus ou moins parfaite), (*C'* fig. 33), ou rigoureusement parallèles (*C''*), concourent toujours à une subdivision élémentaire du réseau primaire.

Dans certains cas, ce premier morcellement s'avère tributaire de la formation d'importantes unités de 3e ordre non marginales insérées très obliquement à la naissance du trajet basifuge du cordon de 2e ordre et orientées vers la marge du limbe. Cette disposition est très fréquemment réalisée dans les mailles primaires du sub-apex (fig. 34 *g'* et *h'*).

De toutes façons ces importants cordons ne parviennent pas à clore entièrement une maille nouvelle. A leur suite se forment d'autres unités d'ordre supérieur, dont les extrémités basifuges s'opposent à celles de cordons relativement réduits insérés sur le bord extrême ou marginal de la maille primaire (fig. 37) et différenciés à leur rencontre.

La maille primaire est, en définitive, d'abord fragmentée longitudinalement.

On peut considérer que ce premier stade dans la formation du réticulum inter-nervulaire est rarement dépassé dans les parties subapicales et apicales du limbe.

FIGURE 37.

Formation du réticulum secondaire à la périphérie du limbe, et réseau extra-marginal.

En effet, à quelque distance du sommet (fig. 34), le réseau alvéolaire prend naissance entre les nervures secondaires de rang *G* et *H* avant même que se soit parachevée la clôture marginale de la maille primaire. *Ce phénomène d'accélération devient une règle générale au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'apex.* Bien plus, on constate ici que les cordons de 3e ordre *hm* et *gm* dont les éléments basifuges empruntent un trajet marginal, deviennent libres à leurs extrémités. Leurs ultimes trachéides (*t* et *t'*), loin de se chevaucher, sont représentées par de grosses cellules réservoirs terminales, au-delà desquelles aucun système nodifuge n'est plus susceptible de se différencier. A l'intérieur cependant, deux unités conductrices de 3e ordre et de 2e rang, *h'* et *g'* ferment une alvéole en triangle dont la pointe périphérique groupe 3 séries d'éléments parallèles. Malgré la complexité apparente de cette construction, il est clair que *h'* et *g'* n'en

constituent pas à eux seuls les matériaux ; d'autres cordons d'ordre croissant se sont différenciés. Mais, de plus en plus réduits, de plus en plus accélérés, et par ailleurs disposés fréquemment sur plusieurs plans différents, ils contribuent à rendre inextricable l'étude de leur ontogénèse (1).

En définitive, dans la région subapicale, caractérisée par une accélération étonnante dans la formation des unités successives, les grandes mailles, fermées ou non, sont à peine morcelées en 2 ou 3 alvéoles triangulaires (2).

2°) Ultérieurement, dans la région basale en particulier, les longues mailles secondaires ainsi délimitées sont à leur tour subdivisées transversalement en alvéoles plus réduites.

Les cordons qui participent à ce découpage s'insèrent et s'orientent perpendiculairement par rapport aux nervures secondaires ou tertiaires bordant longitudinalement la maille.

Ils sont suivis à leur tour, de la différenciation de cordons d'ordre numériquement plus élevé dont finalement les extrémités basifuges, se rencontrant et s'opposant, ferment le circuit vasculaire.

On y rencontre assez fréquemment ces phénomènes d'accélération, qui permettent la différenciation isolément du point initial d'une unité d'ordre $n + 1$ alors que la précédente d'ordre n n'a point terminé son évolution.

Il n'y a pas nécessairement équilibre dans l'importance des différents cordons composants. Quand cet équilibre existe les unités de même importance convergent vers le centre de la grande maille. Mais lorsque l'une des unités composantes plus ancienne atteint la région médiane, on observe son apparente « ramifiation ». En réalité, elle donne naissance à des unités divergentes. Le plus souvent, nous assistons à une combinaison des 2 procédés (fig. 38).

Enfin, si l'on compare (par rapport à l'axe de la feuille) les régions proximales et distales d'une grande maille, ou de l'une de ses premières subdivisions longitudinales, la forma-

(1) Celle-ci est, par la suite, encore compliquée par l'apparition d'éléments anastomotiques destinés à réparer les brisures, déchirures et lacunes, causées par *l'étirement passif* dont la partie intermédiaire de la feuille devient le siège, par suite du développement croissant de la région basale du limbe.

(2) Nous verrons plus loin que si l'on s'adresse à l'extrême pointe de la feuille, la trachéogénèse ne dépasse pas la production des cordons secondaires. Leurs éléments basifuges terminaux présentent alors le caractère adaptatif à la fonction réservoir, et l'on n'assiste jamais à la fermeture d'une maille.

tion du réseau alvéolaire y débute dans la zone distale à une faible distance de la nervure marginale. Elle se propage ensuite en direction de la nervure médiane. *On constate une fois de plus l'accélération morphogène et trachéogène des parties périphériques et terminales du limbe.*

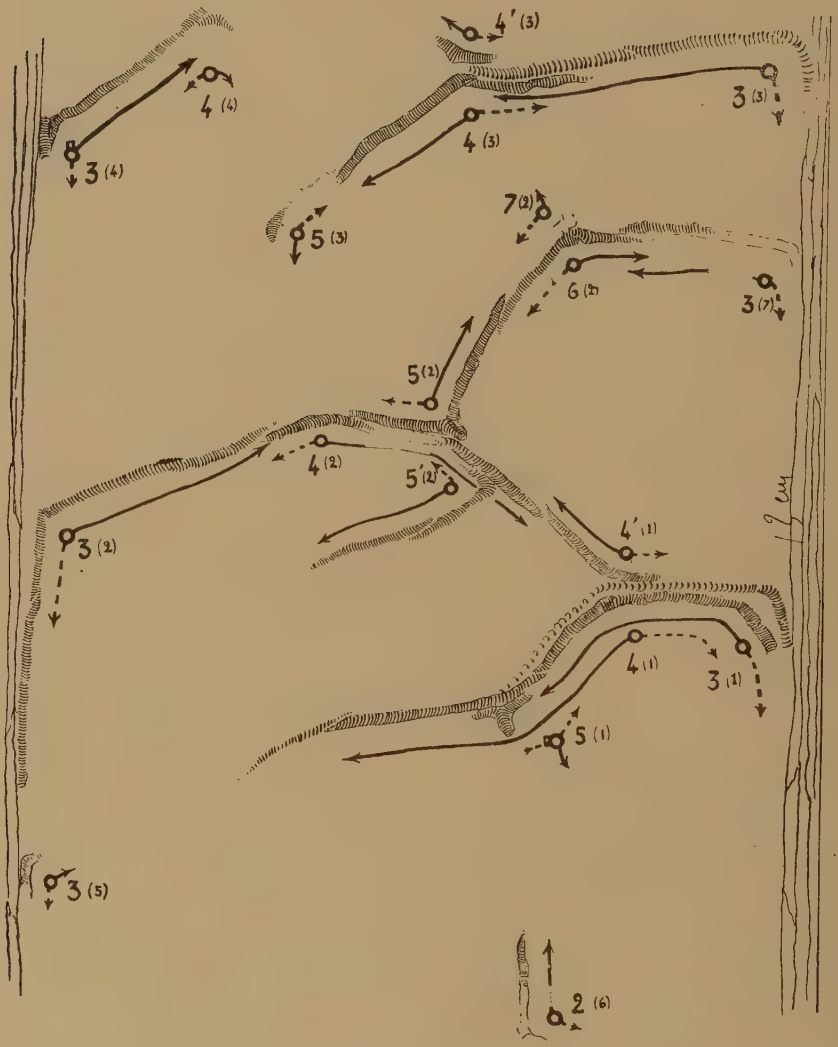

FIGURE 38.

Trachéogénèse du réticulum secondaire avant l'émission des ramuscules libres.

La figure 38 présente le morcellement alvéolaire dans la région proximale d'une maille délimitée longitudinalement par 2 nervures de 2e ordre, mais de 1er rang en bas (*2 I*) et de 2e rang en haut (*2 II*) à gauche de la figure. La première série d'unités conductrices (série 1) s'insère sur la partie basifuge du cordon *2* (1) inférieur. On y dissocie : à gauche le cordon *3* (1) très étiré, *4* (1) assez important, et dirigé vers l'angle supérieur de la maille, *5* (1) dont le point initial, peu évolué, est combiné à un relai. Enfin le cordon *4'* (1) très réduit contribue à fermer le circuit vasculaire en opposant ses éléments basifuges à ceux d'une unité conductrice de 4e ordre appartenant à la série divergente 2, (*4* (2)).

Cette 2e série dont le point de départ correspond à la naissance du cordon *3* (2) sur la nervure de 2e rang (*2 II*) comprend à son tour, outre l'unité *4* (2) les systèmes *5* (2), *5'* (2), *6* (2) fermant une alvéole en opposant ses éléments à ceux du cordon *3* (7).

La 3e série divergente (insérée sur *2* (1)) encore non raccordée offre par la production isolée du point initial *5* (3) un exemple très simple du phénomène d'accélération. Remarquons avec la construction d'une nouvelle série divergente (*4*), la participation dans l'édification des alvéoles de petites unités convergentes : *2* (6) et *3* (7) très tardives mais caractérisées par une étonnante accélération de leur partie supérieure ; elles procèdent d'un point initial isolé à quelque distance de la nervure où elles s'insèrent.

Edification du réseau extra-marginal.

Dans la région basale, tandis que se morcellent les grandes mailles et que se construit une solide nervure marginale, un réticulum très simple s'ébauche au-delà de celle-ci. Le classique mécanisme de sa genèse nous est révélé par la fig. 37. Tout d'abord s'édifient des cordons extra-marginaux d'ordre *n*, dont les éléments basifuges se dirigent perpendiculairement vers la périphérie du limbe. A leurs extrémités naissent par couples des unités vasculaires d'ordre $n + 1$. Celles-ci, entre 2 cordons *n*, délimitent des alvéoles par l'opposition classique de leurs éléments basifuges. Il serait oiseux d'insister sur la destinée de ces mailles ; subdivisées à leur tour elles donnent à leur intérieur assez rapidement naissance à des ramuscules libres.

CONCLUSIONS RELATIVES AU RÉSEAU PRIMAIRE ET SECONDAIRE.

En résumé, la formation du réticulum primaire et sa subdivision en alvéoles secondaires obéissent au même principe

que chez Tropaeolum. *Les différences observées sont d'ordre purement topographique.*

En se répétant de la région basale du limbe à sa pointe, le même processus dessine un réseau « anastomotique », en apparence complexe, mais qui, dans son essence, n'a point d'autre origine que l'évolution normale d'un certain nombre de cordons conducteurs. Ceux-ci procèdent d'un point initial, se différencient en direction nodifuge, ferment le circuit vasculaire en opposant et croisant leurs éléments basifuges.

Le morcellement, relativement lent, est très poussé dans la zone basale élargie. Il est de plus en plus accéléré et devient très incomplet dans la région accuminée, à mesure que l'on approche de l'extrémité et de la périphérie de l'organe.

3° *FORMATION DES RAMUSCULES LIBRES.*

On sait désormais que l'ultime degré de ramification du système ligneux correspond dans la feuille à la production des ramuscules libres dont les éléments basifuges terminaux (1), munis d'une spire à tours serrés, se renflent en massue et prennent dès lors l'aspect caractéristique des trachéides réservoirs.

En effet, nous avons prouvé que, lorsque paraissent ces cellules vasculaires, dont nous admettons la valeur ontogénique, la partie de la feuille à l'intérieur de laquelle elles se sont édifiées a terminé sa croissance.

Or, nous rappelons que la morphogénèse foliaire de *Periploca* est essentiellement hétérogène. Primitivement, le développement, terminal et subterminal, est très rapide mais de courte durée. Il devient ensuite basal, et se poursuit à un rythme lent et soutenu.

Du point de vue trachéogénèse :

1°) L'apparition extrêmement rapide de cordons vasculaires, libres par leurs éléments basifuges nous apparaît comme inéluctable dans la région apicale.

Unités de 4°, 3° et même 2° ordre peuvent de la sorte concourir à donner des ramuscules libres.

De plus, on constate leur prodigieux degré de condensation et en conséquence la coalescence de leurs éléments basipètes

(1) Vaisseaux fermés à éléments courts d'après Van Tieghem.

plus ou moins immédiatement au-dessous des points initiaux et parfois même au niveau de ces points.

2°) Dans la région basale, dont la croissance se poursuit lentement, les cordons vasculaires se subordonnent progressivement. Dessinant nervures latérales et marginales, délimitant ensuite mailles primaires et alvéoles secondaires, ils ne parviennent, à l'intérieur de ces dernières, à former des ramuscules libres *qu'au moment où la feuille a acquis sa taille maxima* (1).

Ces cordons élémentaires représentent ici un ordre numériquement très élevé.

La génèse de ces unités terminales ne présente aucun caractère nouveau que nous n'ayons déjà décrit à propos de la Capucine. Leur interprétation y est relativement aussi aisée.

Tout autre est le cas de la région intermédiaire, mitoyenne entre les zones apicale et basale.

Alors que primitivement, la rapide production des ramuscules libres (de 5e et 6e ordre) peut y être étudiée avec quelque sûreté, *l'organisation initiale est altérée et même détruite par suite de l'étirement passif dont cette partie de l'organe devient le siège avec la croissance, lente mais continue, de la région inférieure*. Déchirures, brisures et lacunes y paraissent, affectant plus ou moins profondément les vaisseaux conducteurs.

De plus, le traumatisme conduit généralement à la production d'éléments trachéidaux réparateurs en un point où la présence des ramuscules libres interdirait théoriquement toute manifestation morphogène ou trachéogène nouvelle.

Il est à peine utile de préciser que ces trachéides anastomotiques sont en marge de la loi de différenciation nodifuge qui réglait jusqu'ici toute l'ontogénèse de l'appareil vasculaire.

En définitive, *Periploca* nous révèle que les ramuscules libres représentent toujours les cordons conducteurs les plus dégradés de l'ontogénèse foliaire.

Les unités morphologiques auxquelles ils correspondent ont dès lors épuisé totalement la réserve méristématique issue du cloisonnement de l'œuf primordial. L'organe est frappé de stérilité.

(1) La notion classiquement admise depuis Van Tieghem : émission de branches libres à chaque degré de ramification (p. 852) nous apparaît donc **inexacte.**

CONCLUSIONS PARTICULIÈRES A LA FEUILLE DE PÉRIPLOCA.

Le Periploca *apporte une justification de ce que nous avons acquis avec la Capucine ; mais certains faits lui sont particuliers.*

1° *Depuis sa naissance (dans la nervure médiane) jusqu'à l'émission des ramuscules libres, le système vasculaire de la feuille pennée est tributaire de la formation de cordons élémentaires.*

2° *Ceux-ci sont de plus en plus dégradés et de moins en moins indépendants par suite de la fusion de leurs parties basipètes.*

3° *L'originalité de Périploca réside dans la présence chez certains d'entre eux* **d'une double série basifuge.** *Par contre, les éléments basipètes sont toujours unisériés.*

4° *Dans les cordons de 1^er^ ordre la différenciation nodifuge est discontinue en amont comme en aval du point initial.*

5° *C'est à la subordination des cordons successifs que l'on doit la génèse des nervures médianes, latérales et marginales, la délimitation des mailles et alvéoles et l'émission des ramuscules libres.*

6° *La succession de ces phases est identique dans les deux parties apicale et basale de la feuille.* **Elle subit seulement une accélération prodigieuse dans la région terminale.**

7° *Tout élément vasculaire doit donc être considéré comme faisant partie intégrante d'une unité conductrice, exception faite pour certaines* **trachéides anastomotiques** *destinées à* **réparer** *les brisures causées par l'étirement de la région mitoyenne entre base et apex.*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

ÉDIFICATION ANATOMIQUE (ONTOGÉNÈSE DE L'APPAREIL VASCULAIRE).

Ayant fait suivre d'un résumé chacune des subdivisions de ce mémoire, nous nous limiterons ici, à une brève analyse générale des cordons élémentaires. Nous insisterons plus spécialement sur leur synthèse dans l'appareil conducteur foliaire (formation des faisceaux et des vaisseaux polyvalents).

PARTIE ANALYTIQUE.

Un fait d'une importance primordiale domine tout le problème de l'ontogénèse de l'appareil conducteur ligneux foliaire : *celui-ci n'est pas le résultat d'un processus de ramification* ; de la naissance des nervures principales à la production des ramuscules libres, *ses éléments sans exception peuvent être décomposés en systèmes distincts : les cordons vasculaires.*

L'unité conductrice.

Ces cordons, *véritables unités conductrices élémentaires,* sont ébauchés en un point initial, généralement nodal ; à partir de celui-ci, ils poursuivent progressivement leur lignification au-dessus (en direction basifuge) et au-dessous (en direction basipète). *La différenciation est donc nodifuge.*

En réalité cette lignification n'est *pas continue.* Vers la base (toujours) et vers le sommet (exceptionnellement), elle affecte tout d'abord les zones nodales étagées de proche en proche, *et y édifie des jalons nodaux ou relais.*

La jonction internodale entre ces derniers *est obtenue par un classique processus de différenciation nodifuge.*

Une unité conductrice se révèle donc primitivement ébauchée par une succession de points nodaux dont l'un est prioritaire de toute différenciation : c'est le point initial ; les autres constituent des relais.

L'ensemble forme le **Système nodal.**

Contrairement à ce que croit Bouvrain, lorsqu'il parle de point fixe, *l'acquisition de la qualité de point initial prioritaire* de toute différenciation *n'est pas*, d'une manière absolue, *l'apanage exclusif de l'un des points nodaux d'un même système.*

Dans la formation des unités de premier ordre chez *Tropaeolum*, deux étages nodaux principaux sont également susceptibles d'être affectés suivant les modalités de croissance ; ce sont : le point basopétiolaire, si le développement est lent, le nœud baso-limbaire, s'il est rapide. Bien plus, lorsque la morphogénèse est exceptionnellement active on constate *une progression ascencionnelle du point initial* telle, que la base de départ du cordon peut s'ébaucher au delà du point nodal le plus élevé du système. *Le point initial devient alors supranodal*, mais à partir de celui-ci la différenciation progresse toujours dans les deux directions (amont et aval) (1). Nous dirons donc qu'il y a dans tout cordon *une partie supra initiale (basifuge) et une partie sous-initiale (basipète, mais discontinue, progressant* ***jusque dans la racine).***

Avec cette acquisition, la notion de priorité nodale, au cours de la formation d'un cordon, ne nous apparaît plus que comme le résultat d'une réaction plus sensible (plus rapide) du nœud vis-à-vis de la lignification.

Les aspects topographiques et histologiques de l'unité conductrice.

A. — Du point de vue topographique les cordons élémentaires *ne sont pas ramifiés.*

Généralement unisériés (Tropaeolum) *ils peuvent*, tout au plus, *présenter deux séries parallèles et juxtaposées d'éléments basifuges* confluents en un seul vaisseau basipète (*Periploca*).

B. — *Les matériaux* utilisés dans l'édification des unités vasculaires se présentent *sous la forme de deux types* morphologiquement très différents ; ce sont : soit des *trachées* ou vaisseaux normaux, soit des *trachéides* (ou cellules conductrices courtes, généralement massives et à contours irréguliers).

(1) Ce phénomène est fréquent dans les unités de 1er ordre chez *Tropaeolum*. Dans les cordons basaux de 2^{e} ordre chez *Périploca* ; on le retrouve au sein des mailles primaires dans l'édification des alvéoles secondaires.

Deux notions concourent à **confirmer leur égale valeur** *dans l'ontogénèse vasculaire :*

1° L'existence de toute la gamme des structures intermédiaires chez certains cordons sub-apicaux.

2° Au sein d'un même cordon, trachéidal dans sa partie basifuge, les éléments basipètes acquièrent progressivement l'aspect de trachées normales.

A notre sens, *les trachéides doivent être considérées comme des éléments vasculaires caractérisant les cordons conducteurs formés dans une zone de tissu limbaire où la croissance se ralentit.*

Subordination.

Dans leur agencement au sein de la feuille *les unités vasculaires constitutives* ***ne sont pas simultanées,*** elles s'édifient les unes sur les autres, mais elles conservent une réelle **autonomie** qui nous est révélée par *l'indépendance absolue des parties supra initiales.* Celles-ci ne se fusionnent jamais entre elles ni avec les éléments sous-initiaux de cordons voisins. *Seules les trachées sous-initiales* de cordons différents *peuvent devenir coalescentes et s'anastomoser* à la condition que leurs éléments se soient mis en contact alors qu'ils étaient embryonnaires, nucléés et à parois cellulosiques ; c'est ce que nous avons exprimé déjà plusieurs fois en écrivant *« il faut qu'ils soient de même âge ».*

Dans l'ensemble, les cordons successifs se mettent en état de subordination progressive de la base au sommet et du centre vers la périphérie de l'organe (1).

(1) Cette notion est tirée de deux séries de constatations : les unes relatives à l'échelonnement des unités d'ordre successif, les autres particulières à la formation des unités de rang successif dans le même ordre.

A) Dans la genèse des cordons vasculaires d'ordres successifs le principe de leur subordination nous est donné par la règle suivante :
Le point initial de l'unité d'ordre n + 1 (récente), prend inévitablement naissance au dessus du point initial de l'unité d'ordre n (plus ancienne ; donc au niveau (variable d'ailleurs) des éléments basifuges de cette dernière (fig. 39).

B) Dans l'édification des cordons de rangs successifs dans le même ordre ($n + 1$), différenciés sur une même unité conductrice d'ordre précédent (n), les individus de premier rang (qui ne sont pas nécessairement les plus inférieurs) prennent naissance d'un point inital appliqué contre la partie basifuge de n.
Chez ceux de 2e et 3e rang, le point initial se détache et s'éloigne progressivement des trachées basifuges de n (fig. 39). C'est ainsi qu'il faut concevoir la notion de subordination basifuge et centrifuge au sein des unités de rangs successifs dans le même ordre.

Dans la succession de leurs ordres ou rangs d'apparition, *les cordons se réduisent et se condensent.*

— Leur réduction est marquée par le *ralentissement du développement et même par un* **avortement** *des parties basipètes.* Elle affecte, en dernier lieu les éléments basifuges. (Certaines unités ne sont alors représentées que par leurs points initiaux).

— Leur condensation a pour résultat la fusion croissante des parties basipètes.

Accélération basifuge.

A. — Accélération basifuge normale.

Au début, *l'édification subit* ***un temps d'arrêt*** entre l'achèvement du cordon de premier ordre et la naissance de l'unité de second ordre.

Dans la construction des cordons de numéro d'ordre croissant, on constate progressivement : *leur succession rapide* ***sans temps d'arrêt intermédiaire,*** *puis* ***leur formation accélérée*** *avant que les unités d'ordre précédent aient déterminé leur différenciation.*

Ces phénomènes traduisent une ***accélération basifuge normale*** dans la subordination des individualités vasculaires de la base au sommet et du centre vers la périphérie.

B. — Accélération basifuge provoquée.

Trecul a démontré [**141, 142, 143**] que dans les feuilles les vaisseaux naissent de bas en haut si la croissance est lente et dans l'ordre inverse si elle est rapide (1).

Dans ce dernier cas, il s'agit en réalité d'un phénomène *d'accélération basifuge provoquée, à triple effet.*

1° Dans les cordons d'ordres successifs, *les unités d'ordre* n + 1 *s'édifient avant que les individus d'ordre* n *aient parachevé leur développement.*

(1) Ceci explique chez les auteurs des divergences d'opinion. Pour De Candolle, Steinheil, Mohl [**116**], de Lanessan [**101-102**], Gravis [**85**] la différenciation des vaisseaux apparaît dans le sommet de la feuille d'abord.

Noegeli la voit s'ébaucher dans le milieu de l'organe. Tandis que Guillard [**91**] en constate l'apparition dans le pétiole.

2° Parmi les unités de rangs successifs dans un même ordre, *les cordons apicaux précèdent les cordons basaux.*

3° *Au sein d'une même unité élémentaire la rapidité de croissance entraîne* **une progression ascencionnelle du point initial.**

Ces trois phénomènes ont une conséquence commune ; *l'isolement (provisoire) des éléments vasculaires à l'apex et à la périphérie du limbe.*

Lorsque, par suite d'un phénomène d'accélération, normale ou provoquée, un cordon prend naissance et se développe avant l'achèvement de l'unité sous-jacente d'ordre précédent, celle-ci subit dans son évolution ultérieure **un retard ou une véritable inhibition.**

PARTIE SYNTHÉTIQUE.

Evolution des éléments basifuges.

Formation du tracé de chaque faisceau.

Primitivement, quel que soit le type de nervation, *on doit, aux éléments basifuges des divers cordons élémentaires, le* **tracé initial** *de tous les faisceaux* ligneux foliaires. Ainsi se sont ébauchées les nervures principales, secondaires, tertiaires.

Fermeture du circuit vasculaire.

A son tour, *la fermeture marginale du circuit vasculaire,* (délimitation des mailles du réseau primaire) *est jalonnée par deux cordons se développant l'un vers l'autre et dont les trachées basifuges,* **demeurées indépendantes,** *se rencontrent, se croisent, poursuivent côte à côte, mais en direction opposée, leur croissance individuelle, et peuvent même devenir le siège de la naissance d'unités d'ordre supérieur.*

La subdivision du réticulum primaire en alvéoles secondaires obéit à un processus identique.

Toutefois, dans la région de leur jonction, la potentialité de croissance des cordons composants diminue. Leurs extrémités basifuges se chevauchent de moins en moins. Elles

butent et *s'écrasent* seulement l'une contre l'autre dans les dernières alvéoles.

Ici encore cependant sur les cellules basifuges terminales peuvent apparaître des cordons conducteurs d'ordre supérieur très condensés ; ils concourent par leur ensemble à former **des édifices multipolaires, souvent isolés** *par suite du phénomène* **d'accélération.**

Au total, dans la formation des mailles, malgré les apparences, les éléments basifuges des cordons élémentaires *sont* **toujours indépendants** *sinon libres.*

Ramuscules libres.

Enfin *la formation des ramuscules libres correspond au terme (plus ou moins rapide) de la croissance limbaire.*

Malgré leur réduction et **le caractère adaptatif de leurs « hydrocytes » terminaux,** *leur naissance en un point initial et leur progression nodifuge* **permettent d'affirmer leur valeur unitaire.**

Evolution des éléments basipètes.

A. — Formation des faisceaux.

Au dessous de leur point intial, les cordons vasculaires poursuivent en direction basipète, (vers la tige **et jusque dans la racine)** *la différenciation progressive de leurs éléments.*

Tôt ou tard, mais inévitablement, ils empruntent alors une voie qui leur a été tracée par les parties basifuges des unités sous-jacentes d'ordre hiérarchiquement croissant. Les vaisseaux basipètes d'un cordon de 5e ordre croisent donc successivement les trachées basifuges des unités de 4e, 3e, 2e et 1er ordre.

C'est ce phénomène, qui est à l'origine de la formation du faisceau : *celui-ci est ensuite enrichi par des apports basipètes incessants* (fig. 39).

Deux notions fondamentales **nous interdisent** *de considérer le faisceau ligneux comme une individualité anatomique.*

1° *Dès sa naissance, entre les points initiaux de deux unités consécutives,* **alors même que le faisceau possède seulement ses deux premiers éléments,** *le plus ancien (pointement trachéal)* **est basifuge :** (il appartient à l'unite sous-jacente) ; **le plus récent est basipète,** (il appartient au cordon supérieur).

Avec cette constatation (conséquence inéluctable du principe de différenciation nodifuge) ***le faisceau devient une construction complexe dès son origine.***

2° La démonstration de l'hétérogénéité constitutive d'un faisceau peut encore s'appuyer sur l'étude comparée des éléments basipètes qui s'accumulent peu à peu avec l'évolution des cordons successifs.

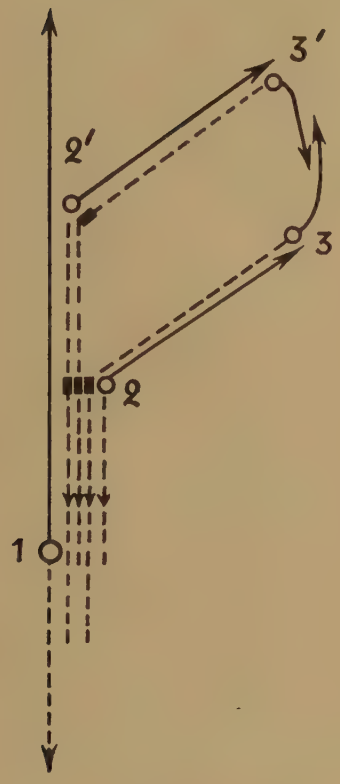

FIGURE 39.

Schéma démontrant l'origine complexe du faisceau liqueux dès sa naissance.

En trait plein : parties basifuges supra-initiales ; en tirés, parties basipètes sous-initiales.

En effet, depuis 1939, nous avions acquis le principe de *la discontinuité des différenciations basipètes*, (construction de proche en proche de jalons nodaux raccordés dans l'entrenœud par lignification nodifuge). Aujourd'hui il nous est permis d'établir que, si l'on considère la succession (de haut en bas) des entre nœuds sous-initiaux, *la zone internodale de jonction entre relais d'un même système,* ***est d'abord basale dans les premiers, elle s'élève progressivement dans les suivants ; elle atteint vers le 6e entre nœud, une place fixe légèrement au dessous de son milieu*** (fig. 40).

Ceci traduit en somme un ralentissement progressif des différenciations basipètes ***(ou plus exactement des différenciations nodifuges sous initiales).***

Dès lors, si l'on compare, *dans la région inférieure d'un même entre nœud,* les éléments sous-initiaux de deux cordons d'ordres successifs, *il devient possible de les dissocier.*

Car celui dont le point initial est proche, se différencie avec une activité basipète marquée ; entre les deux points nodaux, les différenciations nodifuges établissent leur jonction ***à la base de l'entre nœud.***

Celui dont le point initial est distal a déjà subi un ralentissement de son évolution basipète ; entre les deux relais nodaux les différenciations nodifuges se rejoignent **vers le milieu de l'entrenœud** (légèrement au dessous).

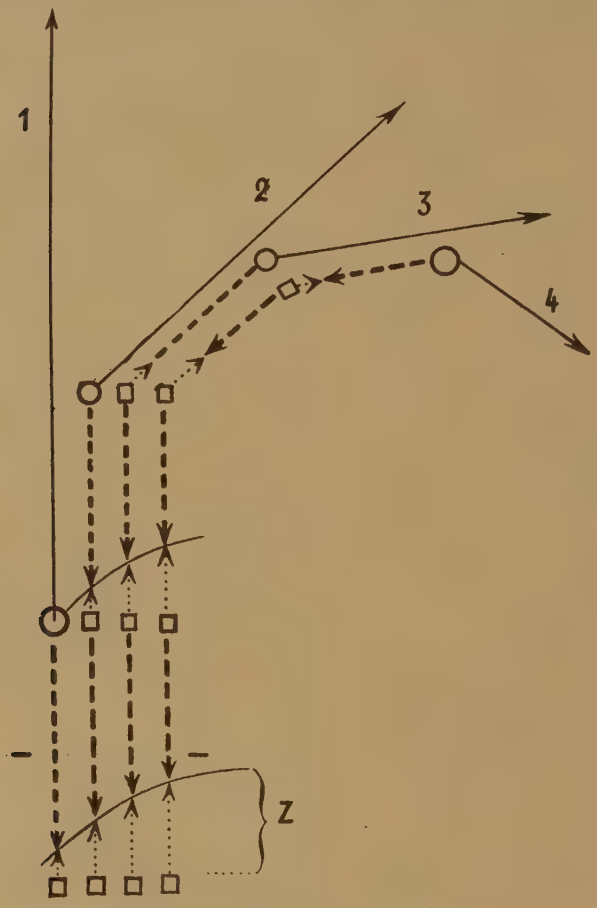

FIGURE 40.

Schéma montrant dans un même faisceau ligneux l'opposition des différenciations entre éléments sous initiaux de cordons élémentaires différenciés successivement.

Z = zone d'opposition des trachées sous-initiales.
Trait plein : parties supra-initiales ;
tirés : parties sous-initiales basipètes ;
pointillé : parties sous initiales basifuges.

Dans l'intervalle qui sépare ces deux zones de jonction on constatera donc une opposition des sens de différenciation.

Nouvelle conséquence inattendue du jeu des différenciations nodifuges sous-initiales, ce phénomène nous fournit une autre démonstration de l'hétérogénéité constitutive du faisceau ligneux.

En définitive, celui-ci ne peut plus prétendre à conserver valeur d'unité anatomique pour deux raisons :

Dès sa formation, entre les deux points initiaux, ses deux premiers éléments présentent des différenciations opposées sur tout le parcours de l'entre-nœud. Ses éléments sous-initiaux suivants offrent encore ces oppositions à la base de l'inter-nœud. Provenant inévitablement de la coalescence d'unités élémentaires, **un faisceau est donc toujours une formation complexe** (1).

B. — Formation des vaisseaux a valence multiple.

Rares entre les premiers cordons de la feuille, les fusions sont de plus en plus nombreuses entre individus échelonnés de la base au sommet ou **elles conduisent à la formation de vaisseaux polyvalents.**

Seules les parties sous-initiales d'unités élémentaires sont susceptibles de s'anastomoser. Pour cela deux conditions sont requises :

1° *Il est nécessaire que ces éléments soient de même âge.*

2° *Il est indispensable qu'ils aient même direction de différenciation.*

En conséquence, *dans l'entre-nœud, les fusions sont très rares dans la zone basale* (où l'on rencontre fréquemment entre trachées sous-initiales des oppositions dans les sens de différenciation) ; elles sont plus nombreuses dans sa partie supérieure.

De préférence les anastomoses entre cordons *sont réalisées*

(1) Dès lors les termes de faisceau mixte ou à valence multiple adoptés pour désigner des formations issues de la fusion de faisceaux plus réduits, ne présent plus qu'un intérêt topographique ; ils sont sans valeur ontogénique puisque tout faisceau est pratiquement mixte ou polyvalent dès sa naissance

Dans cet ordre d'idées il est à peine utile de confirmer *que le convergent de* Chauveaud (réalisant de haut en bas la phase alterne) *ne peut pas revendiquer la valeur d'unité.*

Car, dit Bouvrain [19-20], il est obligatoirement la somme de deux constituants au moins, et Mlle Fourcroy cite un cas où le convergent résulte de la fusion de sept faisceaux composants [75-76-77].

au niveau des points nodaux (point initial y compris) ; elles y affectent alors :

- deux points relais,
- un point initial et un point relais,
- deux points initiaux (dans le cas d'unités couplées strictement contemporaines).

C'est ainsi que s'édifient des *constructions tripoles* très variées. Celles-ci sont de plus en plus stylisées de la base au sommet.

On peut affirmer que la fréquence des fusions sous initiales est telle que pratiquement, dans le faisceau, exception faite pour le pointement trachéal basifuge et quelquefois pour la première trachée basipète ; ***tous les autres vaisseaux sont mixtes ou polyvalents*** (1).

Ainsi dans l'appareil vasculaire de la feuille, (et de la tige) *le faisceau est toujours une construction complexe.*

Le vaisseau est souvent un élément polyvalent, résultant de la fusion basipète de plusieurs cordons.

Ni l'un ni l'autre ne peuvent donc revendiquer la qualification d'unité conductrice vasculaire élémentaire.

Seul possède la valeur unitaire le cordon ligneux (unisérié ou bisérié) né d'un point initial unique, et progressant à partir de celui-ci en direction basifuge (généralement de manière continue), et en direction basipète jusque dans la racine (de façon toujours discontinue).

Cette unité n'est donc pas décomposable ; ses éléments basifuges sont donc toujours indépendants.

En définitive, avec cette révélation, *le système ligneux de la feuille (comme celui de la tige) doit être considéré comme une formation essentiellement hétérogène résultant exclusivement de l'association de cordons élémentaires édifiés les uns sur les autres, de plus en plus réduits et accélérés dans leur subordination de la base au sommet et du centre vers la périphérie. C'est leur coalescence qui est à l'origine des faisceaux. C'est leur fusion basipète qui préside à la génèse des vaisseaux mixtes.*

(1) Cette acquisition *réduit à néant la valeur et l'utilisation du terme de vaisseau mixte dans la tige* car les vaisseaux (tous sous initiaux) sont pratiquement tous à valence multiple surtout s'ils ont une origine secondaire.

Enfin, *au cours de cette édification, on ne rencontre primitivement aucun élément* (trachée ou trachéide) *qui ne puisse être considéré comme faisant partie intégrante d'une unité élémentaire. Certaines de celles-ci ont seulement dans leur partie terminale subi une* **adaptation physiologique** (1).

ÉDIFICATION MORPHOLOGIQUE (MORPHOGÉNÈSE).

S'il nous est impossible d'accorder valeur unitaire anatomique à l'ensemble de l'appareil vasculaire foliaire, il est difficile d'accepter la feuille comme une individualité morphologique.

En effet, *il existe un parallélisme évident entre la morphogénèse et la trachéogénèse.*

Au retard ou à l'avance de la première correspond un retard ou une avance équivalente de la seconde.

Nous avons démontré expérimentalement que *c'est le développement morphologique qui gouverne la génèse du système conducteur :* l'ablation d'une pousse de tissu limbaire (entendons la suppression d'une unité morphologique à l'état de méristème) inhibe la trachéogénèse correspondante.

Nous admettons donc que : à chaque cordon vasculaire, correspond une unité morphologique.

Les premières individualités morphologiques sont initialement libres par leurs parties supérieures. *Les individus suivants sont concrescents sur toute leur longueur, mais leur existence nous est révélée, dans certains espaces interlobaires, par leur* **interconcurrence pour l'espace vital** *que traduisent les inégalités de développement et d'importance des cordons correspondants.*

Il est probable que *ces unités morphologiques ne sont pas ramifiées. Nous les concevons comme fusiformes et à ce titre* très voisines du « primitive spindle » de Bower (2).

(1) Si nous sommes convaincu que l'on puisse trouver, comme dans les nœuds d'une tige âgée des éléments réparateurs, en marge de l'ontogénèse vasculaire, ceux-ci n'apparaissent que tardivement dans les brisures et lacunes causées au sein de certaines zones du limbe par l'accroissement des régions voisines.

(2) Ceci vérifie par ailleurs l'opinion de Bertrand (P.) [9] selon laquelle le corps du végétal vasculaire en entier peut se concevoir comme composé d'axes simples aux cauloïdes offrant tous la même structure.

Elles s'édifient les unes sur les autres et prennent naissance **au point fixe de Bouvrain** *d'un massif méristématique qui s'épuise progressivement de la base au sommet.*

En conséquence, il n'est pas douteux que la feuille représente une construction essentiellement hétérogène à la fois du point de vue morphologique et du point de vue anatomique.

Elle est la somme d'unités morphologiques, de plus en plus coalescentes, accélérées et réduites de la base au sommet. **Chacune d'elles possède son cordon conducteur,** *né d'un point initial et poursuivant sa différenciation basipète (discontinue)* **jusque dans la racine.**

Si telles que nous venons de les révéler, ces unités et leurs cordons ne rappellent plus que de très loin la Phyllorhize de Chauveaud et son convergent, indiquons que chacune d'entre elles possède toujours une partie phyllaire, une partie caulaire, et une partie rhizaire et participe de ce fait à l'édification de la feuille, d'abord, de l'axe ensuite et enfin de la racine.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. Baranetzky. — Epaississements des parois. *Ann. Sc. Nat. Biol.*, 1886, 7e série, **4**.
2. Becquerel (P.). — La découverte de la phyllorhize ; ses conséquences pour la morphologie et la biologie des plantes vasculaires. *Rev. Gén. Sc.*, 1922, 100-111.
3. Becquerel (P.). — La théorie du mériphyte devant les phénomènes de l'ontogénie. *C. R. Ac. Sc.*, 1922, **175**, 233.
4. Becquerel (P.). — La constitution des plantes vasculaires. *Rev. Larousse*, 1922, 871.
5. Bertrand (C. E.). — Théorie du faisceau. *Bul. Scient. Nord*, 1880, 2e série, **3**.
6. Bertrand (C. E.). — Traité de Botanique. *Arch. Bot. du Nord de la France*, 1881, **1**.
7. Bertrand (C. E.) et Cornaille. — Etude sur quelques caractéristiques de la structure des Filicinées actuelles. La masse libéro-ligneuse des Filicinées actuelles et ses principaux modes d'agencement dans la fronde. *Trav. et Mém. de l'Université de Lille*, 1902, **10**.
8. Bertrand (P.). — Etude sur la fronde des Zygoptéridées. *Thèse Sc.*, Lille, 1909.
9. Bertrand (P.). — Valeur du métaxylème centripète des végétaux anciens et primitifs. *C. R. Ac. Sc.*, 1920, **170**, 1001.
10. Bertrand (P.). — Valeur morphologique du rachis primaire des Cladoxylées et Zygoptéridées. C. R. Ac. Sc., 1933, **196**, 364.
11. Bertrand (P.). — Quatre observations fondamentales pour la compréhension de l'organisme des végétaux vasculaires. *C. R. Ac. Sc.*, 1936, **203**, 106.
12. Bertrand (P.) et Dehay (Ch.). — Quels sont les dispositifs ancestraux, hérités des végétaux Dévoniens, qui peuvent avoir subsisté chez les Angiospermes actuelles. *Bul. Soc. Bot. France*, 1942, **89**, 203.
13. Bonnier (G.). — Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige. *C. R. Ac. Sc.*, 1900, **131**, 1276.
14. Bonnier (G.) et Friedel (J.). — Les vaisseaux spiralés et la croissance en longueur. *Rev. Gén. Bot.*, 1912, **24**, 385.
15. Boureau (Ed.). — Recherches anatomiques et expérimentales sur l'ontogénie des Pinacées et ses rapports avec la phyllogénie. *Thèse Sc. Nat.*, Poitiers et *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1939, XIe série, **20**.
16. Bouvrain (G.). — Recherches ontogéniques sur les Angiospermes Dicotylédones. *Thèse Sciences*, Paris, 1941, Foulon Impr.
17. Bouvrain (G.). — Au sujet de quelques acquisitions nouvelles sur l'ontogénie des Dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1942, XIe *série*, 173.
18. Bouvrain (G.). — Sur la disposition des feuilles chez les Angiospermes. *Bul. Soc. Bot. France*, 1942, **89**, 127.

19. Bouvrain (G.). — Sur un mode de réduction du nombre des convergents dans la tige de « *Bryonia dioïca* » L. (Cucurbitacées). *Bul. Soc. Bot. France*, 1943, **90**, 172.
20. Bouvrain (G.). — Nouveau mode de réduction massive du nombre des convergents. *Bul. Soc. Bot. France*, 1944, **91**, 180.
21. Bouygues (H.). — A propos de la subordination des organes aériens des plantes vasculaires. *P. V. Soc. Linn. Bordeaux*, 1928, **80**, 77-82.
22. Bower (F. O.). — The origin of a Land Flora. A theory based upon the facts of alternation. *Macmillan and C° Edit.*, London, 1908.
23. Bower (F. O.). — Size and Form in Plants. *Macmillan and C° Edit.*, London, 1930.
24. Bower (F. O.). — Origine des végétaux peuplant la surface du Continent (traduit par P. Bertrand). *Rev. Gén. Bot.*, 1931, **43**, 1.
25. Braun (A.). — Verjungung in der Natur. 1851. Das Individuum der Pflanze, *Berlin*, 1853.
26. Bruntz (L.). — Les théories morphologiques concernant la structure primaire de la tige des Phanérogames. Leurs critiques. *Bul. Soc. des Sc. de Nancy*, 1903, série III, **4**, 228.
27. Bugnon (P.). — Quelques critiques à la théorie de la phyllorhize et d'une façon générale aux théories phyllogénétiques fondées seulement sur l ontogénie des plantes actuelles. *Bul. Soc. Bot. France*, 1921, **63**, 495.
28. Bugnon (P.). — L'origine phyllogénique des plantes vasculaires d'après Lignier, et la nouvelle classe des Psylophylales. *Bul. Soc. Linn. Normandie*, 1921-22, 7° série, vol. IV, 196.
29. Bugnon (P.). — Sur les homologies des feuilles cotylédonaires. *C. R. Ac. Sc.*, 1923, **176**, 1732.
30. Bugnon (P.). — Dichotomie foliaire chez le Gui (*Viscum album*). *C. R. Ac. Sc.*, 1924, **178**, 1305.
31. Bugnon (P.). — L'organisation libéro-ligneuse du Cotylédon des Monocotylédones expliqué grâce à des phénomènes de dichotomie cotylédonaire. *Bul. Soc. Linn. Normandie, Caen*, 1923, 7° série, vol. IV.
32. Bugnon (P.). — Sur les homologies foliaires chez les Plantes à graines. *Bul. Soc. Bot. France.*, 1923, **70**, 732.
33. Bugnon (P.). — Sur l'évolution du concept de Phyllorihze. *Bul. Soc. Bot. France*, 1933, **80**, 837.
34. De Candolle (P.). — Mémoire sur la famille des Pipéracées. *Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. Nat.*, **18**.
35. De Candolle (P.). — Théorie de la feuille. *Arch. Sc. Biblio. Universelle*, 1868.
36. De Candolle (P.). — Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones. *Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève*, 1879, **26**.
37. Celakowsky (L.). — Die Gliederung der Kaulom. *Bot. Zeit.*, 1901.
38. Chadefaud (M.). — La notion d'axes phyllophores, son importance pour l'interprétation de la structure feuillée des plantes vasculaires. *Rev. Scientifiq. Paris*, 1941, **79**, 24-30.
39. Chadefaud (M.). — Phyllotaxie et Phyllorhize. *Rev. Scientifiq. Paris*, 1943, n° 3221, p. 235.
40. Chatin (J.). — De la feuille. *Thèse Agrég. Ecole sup. Pharmacie de Paris*, 1874.

41. Chauveaud (G.). — Sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1910, 9e série, **12**, 43.
42. Chauveaud (G.). — L'appareil conducteur des Plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1911, 9e série, **13**, 113.
43. Chauveaud (G.). — La constitution et l'évolution morphologique du corps chez les Plantes vasculaires. *C. R. Ac. Sc.*, 1914, **158**, 343.
44. Chauveaud (G.). — La constitution des Plantes vasculaires révélée par leur ontogénie. Payot Edt., Paris, 1921.
45. Chauveaud (G.). — Le protoxylème centripète est toujours primaire, le soi-disant protoxylème centrifuge est souvent secondaire. *Bul. Soc. Bot. France*, 1923, **70**, 426.
46. Chauveaud (G.). — Sur les tentatives répétées d'altération de la Phyllorhize. *Bul. Soc. Bot. France*, 1924, **71**, 289.
47. Chauveaud (G.). — Remarques sur une nouvelle conception de la morphologie végétale. *Rev. Gén. Bot.*, 1930, **42**, 313.
48. Chodat (R.). — *Proceedings of the international Congres of Plants Science*, 1929, 1.
49. Chodat (R.). — Principes de Botanique. Genève, 1907, 2e Edition, 1911 ; 3e Edition, 1931.
50. Chouard (P.). — L'édification de la tige des Monocotylédones. *C. R. Ac. Sc.*, 1931, **203**, 1381.
51. Chouard (P.). — La nature et le rôle des formations dites « secondaires » dans l'édification de la tige des Monocotylédones. *Bul. Soc. Bot. France*, 1936, **83**, 819.
52. Chouard (P.). — Le méristème des pousses végétatives de quelques Monocotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1937, 10e sér., **19**, 83.
53. Col (A.). — Sur l'interprétation de la disposition des faisceaux dans le pétiole et les nervures foliaires des Dicotylédones. *C. R. Ac. Sc.*, 1903, **135**, 517.
54. Col (A.). — Recherches sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones. *Thèse Sciences*, Paris, 1904.
55. Compton (R.). — Theories of the anatomical transition from root to stem. *New. Phyt.*, 1912, vol. XI, 13.
56. Cuenod (A.). — Le « Phyllome » et son rôle dans l'architecture des végétaux. *Bul. Soc. Bot. France*, 1938, **85**, 698.
57. Cuenod (A.). — Du passage chez le « *Nerium oleander* », de l'opposition foliaire binaire au verticile trimère. *Bul. Soc. Bot. France*, 1940, **87**, 134.
58. Cuenod (A.). — Premières recherches expérimentales sur le « Phyllome ». *Bul. Soc. Bot. France*, 1942, **89**, 47.
59. Dangeard (P. A.). — Recherches sur les Plantules des Conifères. *Le Botaniste*, 1892, **3**, 197.
60. Dauphine (A.). — L'unité de plan morphologique et structural dans les Plantes vasculaires. *Rev. Gén. Sciences*, 1922, **60**, 830.
61. Dauphine (A.). — Premiers résultats de la séparation expérimentale en deux phyllorhizes d'embryons dicotylés. *C. R. Ac. Sc.*, 1924, **178**, 1207.
62. Dauphine (A.). — Démonstration expérimentale du rapport vasculaire entre la feuille et la racine. *C. R. Ac. Sc.*, 1925, **181**, 1159.
63. Dauphine (A.). — Différents modes d'épaississements de la membrane chez les Plantes vasculaires. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **198**, 1064.

64. Dauphine (A.). — Au sujet des travaux récents sur l'appareil conducteur des Phanérogames. *Bul. Soc. Bot. France*, 1936, **83**, 285.
65. Dauphine (A.). — Quelques précisions sur l'œuvre de Gustave Chauveaud. *Bul. Soc. Bot. France*, 1942, **89**, 97.
66. Delpino (F.). — Toeria generale della fillotassia. *Atti della reale Universita di Genova*, 1883, vol. IV, parte II.
67. Flot (L.). — Origine commune des tissus dans la feuille et la tige des Phanérogames. *C. R. Ac. Sc.*, 1900, **131**, 1319.
68. Flot (L.). — Sur les vaisseaux des feuilles et l'origine foliaire de la tige. *C. R. Ac. Sc.*, 1903, 23 mars.
69. Flot (L.). — Recherches sur la naissance des faisceaux et origine foliaire de la tige. *Rev. Gén. Bot.*, 1905, **17**.
70. Fourcroy (Mlle M.). — Influence des divers traumatismes sur la structure des organes végétaux à évolution vasculaire complète. *Thèse Sciences*, Paris, 1937 et *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1938, 10e sér., **20**.
71. Fourcroy (Mlle M.). — Sur le mode de réduction des convergents. *C. R. Ac. Sc.*, 1938, **206**, 689.
72. Fourcroy (Mlle M.). — Chez le « *Pinus pinea* » chaque convergent conserve son individualité fonctionnelle pendant la réduction. *C. R. Ac. Sc.*, 1938, **207**, 477.
73. Fourcroy (Mlle M.). — Compléments à l'étude du phénomène de la réduction des convergents chez « *Pinus pinea* ». *Rev. Gén. Bot.*, 1939, **51**, 257.
74. Fourcroy (Mlle M.). — Sur l'origine de gros vaisseaux de la tige jeune de « *Bryonia dioïca* ». *C. R. Ac. Sc.*, 1943, **216**, 125.
75. Fourcroy (Mlle M.). — Le convergent défini par Chauveaud est un groupement complexe. Nouvel exemple. *C. R. Ac. Sc.*, 1943, **217**, 325.
76. Fourcroy (Mlle M.). — Connection anormale des faisceaux dans la tige de « *Bryonia dioïca* ». *Bul. Soc. Bot. France*, 1943, **90**, 169.
77. Fourcroy (Mlle M.). — Extinction progressive d'un faisceau caulaire de Bryone demeuré libre de toute connection dans le premier entre-nœud d'un rameau latéral. *Bul. Soc. Bot. France*, 1943, **90**, 215.
78. Fourcroy (Mlle M.) et Bouvrain (G.). — Au sujet du raccord entre la tige et la racine des Phanérogames. *Extrait du Bul. de l'Union des Naturalistes de l'Enseignement secondaire*, 1942.
79. Gabriel (C.). — L'utilisation d'injections colorées pour l'étude du tissu conducteur vasculaire chez les Cucurbitacées. *Bul. Soc. Bot. France*, 1937, **84**, 565.
80. Gabriel (C.) et Pellissier (F.). — Une méthode d'éclaircissement et d'étude d anatomie végétale par transparence (*in situ*). *Bul. Soc. Bot. France*, 1936, **83**, 816.
81. Gaudichaud. — Recherches générales sur l'Organographie. Physiologie et Organogénie des végétaux. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1941, **15**, 1.
82. Gaudichaud. — Réplique à Monsieur De Mirbel. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1843, 2e série, **20**.
83. Gaudichaud. — Troisième note en réponse au mémoire de M. De Mirbel. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1846, 3e série, **1**.
84. Gidon (F.). — Essai sur l'organisation générale et le développement de l'appareil conducteur dans la tige et dans la feuille des Nictagynacées. *Mém. Soc. Linéenne de Normandie*, 1900, **20**.

85. Gravis (A.). Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia Virginica*. *Mém. Couronné Ac. Royal. Sc. Lettres et Bx Arts de Belgique*, 1898, **62**, 1.
86. Gravis (A.). — Réponse à Monsieur Chauveaud. *Bul. Soc. Bot. France*, 1922, **69**, 755.
87. Grégoire (V.). — Données nouvelles sur la morphogénèse de l'axe feuillé dans les Dicotylés. *C. R. Ac. Sc.*, 1935, **200**, 1127.
88. Grégoire (V.). — Les liens morphogénétiques entre la feuille et la tige dans les Dicotylées. *C. R. Ac. Sc.*, 1935, **200**, 1349.
89. Grelot. — Système libéro-ligneux floral des Gamopétales bicarpellés. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1898, 8e série.
90. Grelot. Recherches sur le système libéro-ligneux floral. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1897, 8e série, **5**.
91. Guillard (Ach.). — Une lacune grave en Anatomie végétale. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1870, 3e série, **8**.
92. Gwynne-Vaughan (D. T.). — A new case of Polystely in Dicotyledons. *Ann. of Botany*, 1896, vol. 10.
93. Gwynne-Vaughan (D. T.). —The arrangement of the vascular budles in certain Nympheaceae. *Ann. of Botany*, 1896, vol. 10.
94. Gwynne-Vaughan (D. T.). — On Polystely in the genus Primula. *Ann. of Botany*, 1897, vol. 11.
95 Gwynne-Vaughan (D. T.). — On the real nature of the tracheids in ferns. *Ann. of Botany*, 1908, 517.
96. Hanstein (I.). — De la connection qui existe entre la disposition des feuilles et la structure de la zone ligneuse des Dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1857, 4e série, **8**.
97. Henshaw. — *The history of the royal society of London*, 1857, **1**, 37.
98. Hill and de Fraine (E.). — On the seedling structure of the Gymnosperms. *Ann. of Botany*, 1908-1910, vol. 22-24.
99. La Hire. — *Mémoire de l'Acad. des Sciences pour 1708*, p. 231.
100. Jodin. — Structure asymétrique du pétiole des feuilles composées privées de certains folioles à l'état jeune. *Assoc. Française pour l'Avanct des Sc.*, Paris, 1900.
101. De Lanessan. — Observations sur la disposition des faisceaux fibro-vasculaires dans les feuilles. *C. R. Ac. Sc.*, 1874, **73**, 891.
102. De Lanessan. — Recherches sur le développement du faisceau dans le sommet des axes et dans les appendices. *Assoc. Française pour l'Avanct des Sciences*, Le Havre, 1877.
103. Lenoir (M.). — Début de différenciation vasculaire dans les plantules de « *Veronica* ». *C. R. Ac. Sc.*, 7 avril 1913, p. 1084.
104. Lenoir (M.). — Evolution du tissu vasculaire chez quelques plantules de Dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1920, 10e série, **2**.
105. Lignier (O.). — De l'importance du système libéro-ligneux foliaire en anatomie végétale. *C. R. Ac. Sc.*, Août 1888.
106. Lignier (O.). — De l'influence que la symétrie de la tige exerce sur la distribution, le parcours et le contact des faisceaux libéro-ligneux. *Bul. Soc. Linn. Normandie*, 1888-1889.
107. Lignier (O.). — Formation du système libéro-ligneux foliaire des Phanérogames. *Bul. Soc. Linn. Normandie*, février 1889.
108. Lignier (O.). — Note sur la fleur de « *Candollea* ». *Bul. Soc. Linn. Normandie*, 1904.

109. Lignier (O.). — Equisétales et Sphénophyllales. Leur origine Filicinéenne commune. *Bul. Soc. Linn. Normandie,* 1903.
110. Lignier (O.). — Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal. *Ass. Française pour l'Avanct des Sciences,* Clermont, 1908, p. 540.
111. Lignier (O.). — Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal. *Bul. Soc. Linn. Normandie,* 1911, 6e sér., **3**, 35.
112. Malpighi. — *Anatome plantarum.* 1675.
113. De Mirbel. — *Note insérée au Bulletin Phyllomatique en 1816,* cité par M. Duchartre, *Tr. Bot.,* Paris, 1882.
114. De Mirbel. — Recherches anatomiques et physiologiques sur quelques végétaux monocotylés. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 1843, 2e série, **20**.
115. Mohl (H.). — Sur la couche de Cambium de la tige des Phanérogames et ses rapports avec l'accroissement en épaisseur de cette tige. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 1858, 4e série, **9**.
116. Mohl (H.). — Sur la formation des stomates. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 1840, 2e série, **13**.
117. More (J. A.) et Andrews (H. N.). — Transitional pittings in tracheids of « Psilotum ». *Ann. Missouri Bot. Gard.,* 1936, XXIII, fasc. 2, p. 151.
118. Morvillez (M. F.). — Recherches sur l'appareil conducteur foliaire des Rosacées, des Chrysobalanées et des Légumineuses. *Thèse Sciences,* Lille, 1919. Gauthier-Villars, édit.
119. Morvillez (M. F.). — La feuille des plantes supérieures correspond-elle toujours à un organe simple ? *C. R. Soc Biol., Lille,* 1924, **90**, 433.
120. Nathan (R.). — Contribution à l'étude « in situ » de l'Anatomie du *Ceratopteris thalictroïdes. Thèse Pharmacie,* Marseille, 1937. Jean, édit., Gap.
121. Naegeli (C.). — Ueber das Wachsthum des Stammes und Wurzel bei den Gefässpflanzen. *Beiträge zur Wissenschaft. Botanik.,* 1858, Helft IV.
122. Pellissier (F.). — Asymétrie provoquée chez le pétiole de « Cucurbita pepo ». *Bul. Soc. Bot. France,* 1936, **83**, 592.
123. Pellissier (F.). — Le faisceau libéro-ligneux en tant qu'unité anatomique. *71e Congrès des Sociétés Savantes,* Nice, 1938, p. 167.
124. Pellissier (F.). — Sur un mode d'étude du tissu ligneux par micro-injections intra-vasculaires et coupes. *Bul. Soc. Bot. France,* 1938, **85**, 500.
125. Pellissier (F.). — Etude de l'ontogénie du système ligneux des diverses phylles et de leur agencement dans la tige de « Cucurbita pepo » (Linn.). *Thèse Sciences,* Paris, 1939. Declume, édit., Lons-le-Saunier.
126. Pellissier (F.). — Sur la différenciation vasculaire dans les feuilles de « Cucurbita pepo » L. *Bul. Soc. Bot. France,* 1939, **86**, 187.
127. Pellissier (F.). — Les anomalies du système ligneux des tiges des Cucurbitacées peuvent être expliquées par leur étude ontogénique. *C. R. Ac. Sc.,* 1940, **210**, 742.
128. Pellissier (F.). — Trachéogénèse et terminologie du Xylème. *Bul. Soc. Pharmacie de Montpellier,* 1943-44, **3**, 77.
129. Pellissier (F.). — L'ordre d'apparition des bourgeons au cours du bouturage épiphylle et ses rapports avec l'ontogénie. *C. R. Soc. Biol.,* Marseille, 1944.

130. Pellissier (F.). — Les perturbations du plan ontogénique au cours du traitement des limbes de *Begonia rex* Putz. par l Hetero-auxine. *C. R. Soc. Biol.*, Marseille, 1944.
131. Pellissier (F.). — La notion de l'entité foliaire et le bourgeonnement épiphylle. *Bul. Soc. Pharmacie de Montpellier*, 1944-45, **4**, 24.
132. Pellissier (F.). — Les premiers stades de la trachéogénèse foliaire chez « Periploca graeca » L. (Asclépiadacées). *Bul. Soc. Pharmacie de Montpellier*, 1944-45, **4**.
133. Pellissier (F.) et Bertrand (M.). — Contribution à l'étude de la formation des laticifères au cours de la morphogénèse foliaire de « Periploca graeca L. » (Asclépiadacées). *Bul. Soc. Pharmacie de Montpellier*, 1944-45, **4**.
134. Potonie (H.). — Ein Blick in die Geschichte der botanischen Morphologie und die Pericaulom-Theorie. G. Fischer, Iena, 1903.
135. Sanio (K.). — Vergleich. Untersuch. *Bot. Zeit.*, 1863.
136. Schoute (J. C.). — Die Stelar Theorie. G. Fischer et P. Noordhoff, Gromingen, 1903.
137. Schult (K. H.). — Die Anaphytose oder Verjungung der Pflanzen. Berlin, 1843.
138. Steinheil (A.). — Observations sur le mode d'accroissement des feuilles. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1837, 2e série, **8**.
139. Tansley (A. C.). — The evolution of Filicinean vascular system. *New. Phytologist.*, 1907, vol. VI.
140. Thomas (H. H.). — The old morphology and the new. *Proceedings of the Linnean Soc. of London*, 1932-33, part. I, p. 17.
141. Trecul (A.). — Formation morphologique des feuilles. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1853, 3e série, **20**.
142. Trecul (A.). — Recherches sur l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1881, 6e série, **12**.
143. Trecul (A). — Formation des feuilles d'*Aesculus* et ordre d'apparition de leurs premiers vaisseaux. *C. R. Ac. Sc.*, 1891, **61**.
144. Trecul (A.). — Observations sur la nature des différentes parties de la fleur. *C. R. Ac. Sc.*, 1892, **62**, 649.
145. Tronchet (A.). — L'accélération basifuge dans les convergents intercotylédonaires. *Bul. Soc. Bot. France*, 1926, **73**, 894.
146. Tronchet (A.). — L'extinction des Convergents intercotylédonaires dans l'« Echinops ritro ». *Ass. Fr. Av. Sc.*, 1926, 50e session, Lyon, p. 385.
147. Tronchet (A.). — Sur la réduction du nombre des Convergents chez les Phanérogames ; ses rapports avec la polycotylie et le développement vasculaire. *Rev. Gén. Bot.*, 1928, **40**, 1.
148. Tronchet (A.). — Recherches sur les types d'organisation les plus répandus de la plantule des Dicotylédones. Leurs principales modifications, leurs rapports. *Thèse Doct.*, Lyon, 1930 et *Arch. de Bot.*, 1930, **4**, mémoire n° 1.
149. Van Tieghem (Ph.). — Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1872, 5e série, **16**.
150. Van Tieghem (Ph.). — *Traité de Botanique*. Paris, 1891, et Paris, 1893.
151. Van Tieghem (Ph.). — *Eléments de Botanique*, 4e édition. Masson, édit., Paris, 1906.

152. Vidal (L.). — La croissance terminale de la tige et la formation des bourgeons chez l'« Equisetum pallustre ». *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1912, 9e série, **15**, 1.
153. Vladesco (A.). — La théorie du « Primitive spindle » de F. O. Bower. *Bul. bi-mensuel Soc. Linn. Lyon*, 1931, 16e année, n° 9, p. 68.
154. De Vries (H.). — Sur le dédoublement des Phyllopodes. Dodonea, 1893.
155. Vuillemin (P.). — L'amphigonelle et la phylogénie des Amentales. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1919, 10e série, **1**, 139.
156. Vuillemin (P.). — Le phyllome et le Frondome chez les Angiospermes. *Bul. Soc. Bot. France*, 1924, **71**, 117.
157. Wolff (C. F.). — Theoria generationis. 1859.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

AVANT-PROPOS 7

INTRODUCTION 11

I. — Le végétal correspond-il à une colonie ou association d'unités composantes ? 11

II. — Analogie de structure entre tige et feuille 13

III. — La feuille serait-elle à son tour décomposable en unités élémentaires ? 14

Critiques et défense de la conception complexe de l'origine foliaire 16

Objet du travail 19

Plan adopté 22

Procédé d'étude 22

RECHERCHES PERSONNELLES.

CHAPITRE PRÉLIMINAIRE.

Le « système nodal » 23

1re phase : Phénomènes cytologiques 23

2e phase : Transformation de la membrane 24

3e phase : Postérieure à la lignification 27

CHAPITRE PREMIER.

Type pelté.

Etude de la feuille de capucine 28

Notation 28

Morphogénèse 29

La trachéogénèse, du stade primordium aux ultimes phases de la croissance foliaire 31

I. — *Feuille unilobée* (A) 31

II. *Feuille trilobée* (B) 35

III. *Feuille heptalobée* (C) 39

1° Les nervures de premier ordre 39

A. — La nervure latérale 2 Dr 39

B. — La nervure latérale 2 Gh 42

C. — Les nervures latérales 3 Dr et 3 Gh 42

Lésions asymétriques 45

Conclusions relatives aux nervures de premier ordre 46

2° Les nervures de 2e ordre 48

A. — Les nervures de 2e ordre de part et d'autre de la médiane 48

a) Partie gauche 48

b) Partie droite 52

B. — Les nervures de 2e ordre insérées sur les nervures latérales principales 54

C. — Les formations trachéidales de la région apico-lobaire 57

Conclusions relatives aux nervures de deuxième ordre 63

3° Les nervures de 3e ordre 65

A. — Zone marginale 65

B. — Zone internervulaire profonde 70

Conclusions relatives aux nervures de troisième ordre 71

4° Synthèse des unités des trois ordres successifs dans la feuille hepᵗalobée 72

IV. — *Feuille complète* (à 9 lobes). (Constitution du réticulum internervulaire) 75

1° Formation des grandes mailles (réticulum primaire) 76

A. — Etude des grosses mailles primaires de première zone 76

B. — Etude des mailles primaires de deuxième zone 83

Conclusions relatives au réseau primaire 88

2° La constitution de la nervure marginale..... 88

3° La génèse des mailles secondaires ou alvéoles (réticulum secondaire) 93

A. — Formation du système alvéolaire secondaire dans le réseau primaire de 1re zone. 94

a) dans les mailles basales 94

b) dans les mailles supérieures..... 98

B. — Formation du système alvéolaire secondaire dans le réseau primaire de 2e zone. 103

C. — Les dernières phases de la formation du système alvéolaire secondaire.

Sa subdivision avant l'émission des ramuscules libres 106

Les confluents multipolaires dans les dernières subdivisions du réseau secondaire 108

Conclusions relatives au réseau secondaire... 110

4° La formation des ramuscules libres 113
Conclusions relatives aux ramuscules libres.... 116
Evolution et synthèse des cordons élémentaires dans l'appareil vasculaire des mailles, alvéoles et ramuscules libres 117

CHAPITRE II.

Type penné.
Etude de la feuille de Periploca 119
I. — Les premières phases de la trachéogénèse dans les ébauches foliaires du bourgeon terminal..... 120
1° Formation et évolution du cordon médian de 1er ordre 120
2° Les unités conductrices de 2e ordre 126
A. — Formation et évolution des cordons apicaux à trachéides 126
B. — Formation et évolution des cordons de 2e ordre basaux 129
Passage des unités de 2e ordre basales aux unités trachéidales 132
Conclusions relatives aux unités conductrices de 2e ordre 132
II. — Les phases secondaires et ultimes de la trachéogénèse foliaire dans des limbes d'âge croissant.. 133
1° Edification des cordons marginaux de 3e ordre (Fermeture du circuit vasculaire) 133
Accroissement de la nervure marginale..... 136
2° Construction du réseau secondaire internervulaire 137
Le réseau extra-marginal 141
Conclusions relatives au réseau primaire et secondaire 141
3° Les ramuscules libres 142
Conclusions particulières à la feuille de *Periploca*.... 144

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 145

Edification anatomique (Ontogénèse de l'appareil conducteur) 145
Partie analytique 145
Partie synthétique 149
Edification morphologique (Morphogénèse)..... 155

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 157

TABLE DES MATIÈRES 165

Question proposée par la Faculté :

Chimie et systématique, Les Pigments chez les Champignons.

Lu et approuvé :
Les Membres du Jury,

Le Doyen de la Faculté des Sciences

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université.

M. DECLUME IMP., LONS-LE-S. (31.2160), Décembre 1945.
« Dépôt légal » 4e trimestre 1945. N° 3598 — 2175-45-250.